VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

КЛАССИКИ НАУКИ



Н. И. ВАВИЛОВ

ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ

В ДВУХ ТОМАХ



РЕДАКЦИЯ И КОММЕНТАРИИ
Ф. Х. БАХТЕЕВА

СТАТЬЯ П. М. ЖУКОВСКОГО



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД · 1967

УДК 633.11 : 631 52+581.573.4 (081)

СЕРИЯ «КЛАССИКИ НАУКИ»

Серия основана академиком *С. И. Вавиловым*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

академик *И. Г. Петровский* (председатель), академик *А. А. Имшенецкий*, академик *Б. А. Казанский*, академик *Б. М. Кедров*, член-корреспондент АН СССР *Б. Н. Делоне*, профессор *И. В. Кузнецов* (зам. председателя), профессор *Ф. А. Петровский*, профессор *Л. С. Полак*, профессор *Н. А. Фигуровский*, профессор *И. И. Шафрановский*

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР:

действительный член ВАСХНИЛ *П. М. ЖУКОВСКИЙ*

2-10-2

506-67 (II пол.)


ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ
Н. И. ВАВИЛОВ

НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ [1]

ВВЕДЕНИЕ *

Культура пшеницы занимает на земном шаре в настоящее время ежегодно площадь около 160 млн га, из которых на долю Советского Союза приходится 36 миллионов. Из 800—850 млн га, ежегодно возделываемых на земном шаре, на долю пшеницы приходится, таким образом, около одной пятой всей культурной площади. Из пшениц около 10% занято твердой (*Triticum durum*) и близкими к ней видами, остальное — мягкими пшеницами. По посевной площади пшеница стоит среди всех культур на первом месте, при этом имеет тенденцию к постоянному расширению. С 1910 по 1932 г. мировая площадь увеличилась на 23% (более 30 млн га), а зерновая продукция возросла на 22% (Bennett, 1932—1933). Значительное увеличение площадей намечается в СССР на ближайшие годы. Мировое производство пшеницы определяется колоссальной цифрой — около 140 млн т ежегодно. По подсчетам площадей, доступных для культуры пшеницы в Канаде, США и СССР при распашке новых земель, посевы пшеницы могут быть значительно увеличены, почти удвоены ([2]). Более ограничены в этом отношении возможности только для Аргентины, где уже почти вся пампа, пригодная для пшеницы, распахана.

Известный экономист-статистик О. Е. Бекер, руководитель отдела сельскохозяйственной географии в Департаменте земледелия в Вашингтоне, в интересной статье «Возможные запасы пшеницы» (Baker, 1925) устанавливает размер мировой площади, пригодной для культуры пшеницы, в 1400 млн га (5.5 млн кв. миль). Другими словами, при необходимости и соответствующих условиях площадь под культурой пшеницы может быть увеличена в несколько раз. Наилучшим примером мировых возможностей земледелия может служить Канада, увеличившая посевную площадь под пшеницей в XX в. в 12 раз. С 830 000 га в 1900 г. площадь под культурой пшеницы возросла в Канаде до 10 500 000 га к 1933 г.

---

* В подготовке таблиц значительная помощь нам оказана М. М. Якубцинером, Т. К. Лепиным, О. К. Фортунатовой, Е. Ф. Капустиной, а также работниками Государственного сортоиспытания т.т. М. Г. Пруцковой и В. В. Талановой. Всем им приносим здесь нашу благодарность.

Яровая пшеница, вызревая нормально, в своих по скороспелости крайних сортовых вариантах идет до Крайнего Севера (Соловецкие острова — 65.5° с. ш.), а на Памире поднимается до 3500 м над ур. м. В Аляске она доходит в культуре до 66°20′ около форта Юкон. Границей культуры озимых пшениц без применения яровизации итальянский эколог Ацци считает изотерму января —12° С. В областях с большим количеством осадков (особенно снеговых) граница культуры озимой пшеницы поднимается выше, чем в континентальных сухих районах.

В курсе теории селекции растений особенно существенно отметить то, что пшеница методологически является объектом наиболее изученным, представленным огромным разнообразием сортов и, что особенно важно, видов. Вряд ли имеется более удобный объект для исследования вопросов междувидовой и междуродовой гибридизации. Наличие диких родственных видов и родов, с которыми скрещивается пшеница, позволяет подойти к вопросам эволюции и радикальной переделки культурной пшеницы. Ни по одному растению не проведено столь обширной селекционной работы, как по пшенице. На примере пшеницы можно видеть наглядно современное состояние теоретической селекции и генетики, можно проследить пути современной селекционной работы. Многие из основных разделов теории селекции и генетики разрабатываются и разрабатывались на пшенице.

Приступая к изложению теории селекции пшеницы, необходимо прежде всего учитывать, что уже в доисторическую эпоху в различных областях Старого Света человек возделывал различные виды и группы сортов пшениц. Многие из современных культурных видов твердых пшениц, так называемые английские пшеницы (*Triticum turgidum*), обширная группа азиатских мягких пшениц, не говоря уже о почти сошедших со сцены однозернянках, эммерах, возделываются тысячелетия. Земледельческие цивилизации Юго-Западной Азии, Средиземноморских стран, Абиссинии отселектировали на протяжении тысячелетий свои виды и сорта пшеницы. Даже для Западной Европы, так, например, Англии, установлено наличие культуры пшеницы за 2000 лет до нашей эры (Percival, 1934). Таким образом, тысячелетия над пшеницей сознательно и бессознательно работали поколения селекционеров. Новейшие археологические данные и ботанико-географические исследования при помощи метода дифференциальной систематики еще с большей отчетливостью подтвердили древность селекционного процесса, расчленившего пшеницу на большое число видов и эколого-географических групп уже несколько тысяч лет тому назад.

Видовой или, точнее, родовой потенциал культурных пшениц, рассеянных на огромном пространстве Старого Света, уходит в своем происхождении в доисторические времена. Все известные ныне многочисленные виды пшеницы дошли к нам в сравнительно мало измененном виде из

далекого прошлого, сколько можно судить по морфологическим признакам. Колосья эммеров (*Triticum dicoccum*), находимые в большом количестве в гробницах Древнего Египта, по внешнему виду мало чем отличаются от современных форм Средиземноморья. Только одна группа наиболее продуктивных западноевропейских пшениц, именно скверхеды, или «квадратноголовые пшеницы», есть результат исследований новейшего времени, во всяком случае в широкой культуре. Происхождение их обычно связывают с гибридизацией карликовой и мягкой пшениц. Первое упоминание о скверхедах в европейской литературе относится к началу XIX в. и связано с восточными районами Англии; широкое же развитие они получают главным образом во второй половине XIX в., когда начинают использоваться для селекции в Швеции, Голландии, Дании, Бельгии, Германии. В Центральном Китае установлена также своя самостоятельная группа скверхедов, несомненно существовавшая еще в более отдаленные времена.

Нет никаких оснований сомневаться в том, что различные древние географически обособленные цивилизации Старого Света вводили нередко в культуру различные виды и подвиды пшеницы. Во всяком случае очень существенно, подходя к селекции пшеницы, иметь в виду резкую дифференциацию ее на виды и эколого-географические группы, что связано, по-видимому, в значительной мере с судьбой первобытных народов Старого Света, с первоначальным расселением народов и особенностью территорий, ими занимавшихся. Это особенно наглядно можно проследить на примере Абиссинии, Сирии, Египта, Северо-Западной Индии и Закавказья, до сих пор характеризующихся рядом эндемичных видов пшеницы, не вышедших за их пределы.

Пшеница в основном как в прошлом, так и в настоящем связана с умеренными зонами или с горными субтропическими и тропическими районами, характеризующимися умеренным климатом.

РОДОВОЙ, ВИДОВОЙ И СОРТОВОЙ ПОТЕНЦИАЛ ПШЕНИЦЫ

ПРОБЛЕМА ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА В СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ

Теоретические исследования изменчивости растений на основе закона гомологических рядов и самое установление этой правильности привело нас к убеждению о недостаточности наших знаний о видовом и сортовом потенциале важнейших культурных растений, и в том числе прежде всего пшеницы, с которой мы и начали свою работу.

В 1916 г. автору пришлось впервые провести сравнительно большую экспедицию, охватившую весь северный Иран, современные Узбекистан, Таджикистан и Туркменистан, и собрать большой материал по пшенице, который был затем подробно исследован в посевах в Саратове и Москве.

Институтом растениеводства с 1923 г. начинается планомерная организация экспедиций в поисках недостающего сортового разнообразия пшениц. На основании закона гомологических рядов стало ясно, что в природе должно существовать огромное разнообразие форм пшениц. В первую очередь экспедиции направлялись в страны древней культуры пшеницы, где всего вероятнее было найти исходный видовой и сортовой материал. Одновременно сборы производились во всех основных странах, ныне производящих пшеницу, на всех континентах, включая как местные стародавние сорта, так и новые селекционные стандарты. Значительная работа по изучению местных сортов нашей страны была проведена Бюро прикладной ботаники. Начиная с 1908 г. К. А. Фляксбергером были проведены большие исследования местного материала по всей стране. исчерпывающе использованы большие материалы сельскохозяйственных выставок, в особенности Всесоюзной сельскохозяйственной выставки 1923 г. Большую роль в изучении местных пшениц сыграли наши селекционные станции (Харьков, Москва, Саратов, Омск и др.). Как известно, вся наша селекционная работа в прошлом была основана исключительно на местном материале.

Колоссальный материал, собранный Институтом растениеводства в пределах Советского Союза и за границей в числе более 31 000 образцов с определенными эколого-географическими данными, был исследован методами дифференциальной систематики с применением цитологии и генетики. Таким образом, создана новая ботанико-географическая основа для понимания пшениц.

Факты, вскрытые этими исследованиями, превзошли все ожидания. Оказалось, что по этому наиболее изученному культурному растению, которому посвящен ряд монографий и над которым работали ботаники и агрономы около 200 лет, наши знания об исходном и видовом материале были чрезвычайно фрагментарны.

Об объеме вскрытого советскими экспедициями видового и сортового разнообразия можно судить хотя бы по тому, что число установленных новейшими исследованиями видов пшеницы оказалось в два раза больше того, что было принято в последней лучшей мировой монографии проф. Персиваля (Percival, 1921), а число ботанических разновидностей пшениц оказалось почти в четыре раза больше, чем это приводится у Персиваля. В то время как в монографии Персиваля перечислено 195 ботанических разновидностей (в смысле Кёрнике), мы определяем ныне число разновидностей приблизительно в 650.

В противовес старым предположениям Альфонса Декандоля о вероятном происхождении пшеницы из Месопотамии, а также предположению австрийского ботаника-географа Сольмс-Лаубаха о происхождении пшениц из Центральной Азии, проблема генезиса важнейшего хлеба земли оказалась гораздо сложнее и в то же время конкретней.

Все колоссальное разнообразие диких и культурных пшениц можно дифференцировать на три группы в соответствии с числом хромосом, специфичным для отдельных видов (рис. 1 и 2), представляющих кратный ряд 14—28—42 хромосомы (диплоидное число) или 7—14—21 (гаплоидное число). Это деление подтверждается всеми методами совре-

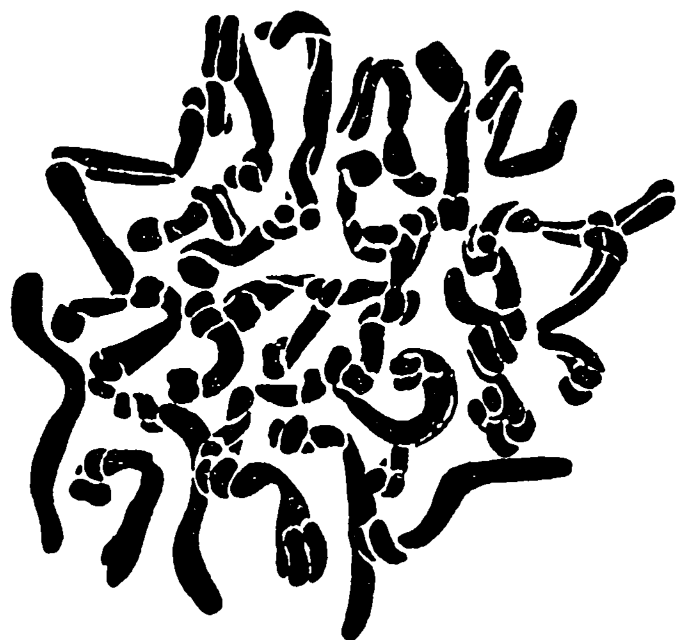


Рис. 1. Соматическая ядерная пластинка. Хромосомы в корешках (2n=28) *T. durum* subsp. *abyssinicum* var. *schimperi* Koern., 19074. Аддис-Абеба. Препарат и рисунок Г. А. Левитского.

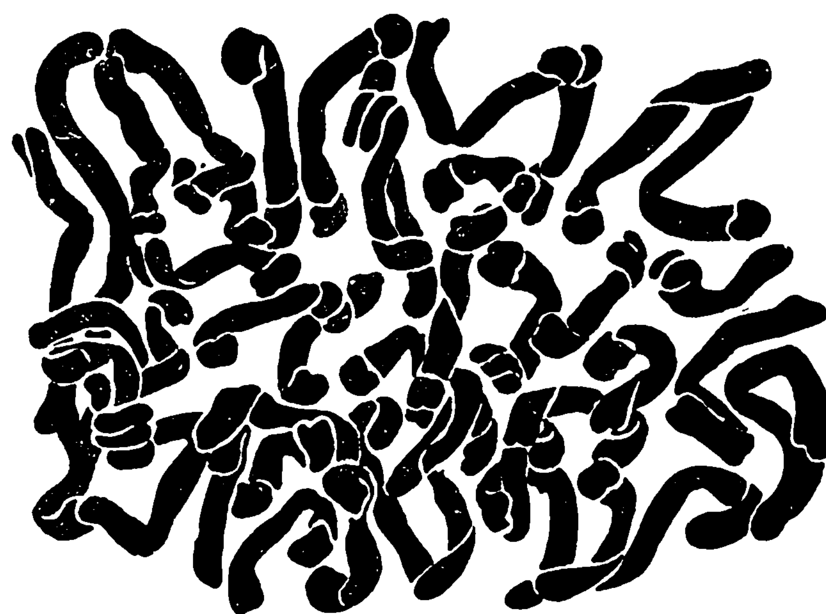


Рис. 2. Соматическая ядерная пластинка. Хромосомы в корешках (2n=42) *T. vulgare* var. *ferrugineum* Al., 19300. Абиссиния. Препарат и рисунок Г. А. Левитского.

менной систематики, морфологии, результатами скрещиваний, физиологической обособленностью, анатомическими особенностями, серодиагностическими реакциями, географическим распределением и экологической характеристикой. Для селекции это деление является кардинальным.

Все разнообразие диких и культурных форм пшениц, установленных по сей день, укладывается систематиками в следующий ряд видов:

Виды и подвиды культурных и диких пшениц

С 21 хромосомой

Triticum vulgare Vill.	Мягкая пшеница. Ныне занимает огромный ареал. Основной очаг ее происхождения — Юго-Западная Азия.
T. vulgare compositum Tum. (*T. vavilovianum* Jakubz.).	Эндемична для Турецкой Армении.
T. compactum Host.	Карликовая пшеница. Юго-Западная Азия. Основной очаг разнообразия — Афганистан и Армения.
T. sphaerococcum Perc.	Основной очаг — Северо-Западная Индия.
T. spelta L.	Настоящая полба. Основной очаг развития разнообразия этого вида — Астурия, южная гор-

	ная Германия, Тироль и, может быть, северо-восточная Турция.
T. macha Dekapr. et Men.	Пшеница-маха. Эндемична для Западной Грузии.
С 14 хромосомами	
T. durum Desf. (sensu lato).	Твердая пшеница.
Subsp. *abyssinicum* Vav. (*acuti-denticulatum* Flaksb.).	Абиссинская твердая пшеница. Эндемична для Абиссинии, Эритреи и Иемена.
Subsp. *expansum* Vav.	Занимает обширный ареал: Средиземноморские страны, юго-восток европейской части СССР, Западную Сибирь, северо-западные районы США. Основной очаг формирования — Средиземноморские страны, включая Малую Азию.
T. orientale Perc.	Возделывается изредка в Иране, Турции, Месопотамии, в Средней Азии.
T. turgidum L. (sensu lato).	Английская пшеница.
Subsp. *abyssinicum* Vav.	Эндемичен для Абиссинии и Эритреи.
Subsp. *mediterraneum* Flaksb.	Английская пшеница. Основной очаг формирования этого вида — страны южной Европы (Португалия, Испания, Италия, Балканы).
T. polonicum L. (sensu lato).	Польская пшеница.
Subsp. *abyssinicum* Steud.	Эндемичен для Абиссинии.
Subsp. *mediterraneum* Vav.	Эндемичен для стран, расположенных по берегам Средиземного моря.
T. dicoccum (Schrank) Schübl.	Эммер, полба или двузернянка.
Subsp. *abyssinicum* Stoletova.	Эндемична для Абиссинии. Возделывается также в Иемене и в Индии.
Subsp. *europaeum* (Perc.) Vav.	Возделывается в горных районах Западной Европы.
Subsp. *asiaticum* Stol.	Эндемичен для Грузии, Армении, северного Ирана и Малой Азии.
T. *persicum* Vav.*	Персидская пшеница. Эндемична для высокогорных районов Дагестана, Грузии, Армении и северо-восточной Турции.

* С. А. Невский во 2-м томе «Флоры СССР» (1934) переименовал этот вид в *T. carthlicum* Nevski, т. е. в карталинскую пшеницу, исходя из того, что один из видов рода эгилопсов, названный Буассье *Aegilops persica*, упоминается у Эчисона и Хемсли под названием *Triticum persicum*. П. М. Жуковским в его монографии рода *Aegilops* этот вид назван *Aegilops triuncialis* subsp. *persica* (Boiss.) Zhuk. Поскольку ареал персидской пшеницы захватывает не только маленькую Карталинию, но всю Армению, северо-восточную Турцию, Осетию и, вероятно, северный Иран, вряд ли переименование Невского можно считать удачным. История выделения вида *T. persicum* весьма поучительна. Он был выделен прежде всего за исключительный иммунитет к мучнистой росе среди всех пшениц по образцу, известному в мировой селекции под названием Persischer Weizen и относившемуся всеми ботаниками и селекционерами к *T. vulgare*. Далее, цитологически и генетически была определенно показана обособленность *T. persicum* от *T. vulgare*. В 1923 г. проф. П. М. Жуковский нашел описанный нами очень детально как самостоятельный вид *T. persicum* Vav. (1919) в культуре в Закавказье. Позднее рядом исследователей и нами этот вид был в огромном количестве (не менее 100 000 га) обнаружен в Армении, Грузии, Осетии. Отдельные колосья его найдены в Иране (Сеистан); в последние годы персидская пшеница найдена также в северо-восточной Турции. Вид этот

T. dicoccoides Koern. (дикие формы).	Дикая двузернянка. Основной ареал: южная Армения, северо-восточная Турция, западный Иран, Сирия и северная Палестина. Генетически несколько обособлен от культурных 28-хромосомных пшениц, выявляет частичную стерильность при скрещивании с ними.
T. timopheevii Zhuk.	Эндемичен для Западной Грузии. Генетически обособлен от предыдущих видов, обнаруживает значительную стерильность гибридов. 7 хромосом его не гомологичны хромосомам предыдущих видов (рис. 3).
С 7 хромосомами	
T. monococcum L.	Культурная однозернянка. Основной очаг разнообразия — горный Карабах, Западная Грузия и северо-восточная Турция.
T. aegilopoides Balan. (sensu lato).	Дикая однозернянка. Основной очаг — южная Армения, Турция, Греция.

Общее число видов и подвидов пшеницы определяется в настоящее время числом 25.

В дополнение к давно уже выделяемым систематиками видам *T. vulgare*, *T. compactum* и *T. spelta* среди 21-хромосомной группы Персивалем (Percival, 1921) выделен вид *T. sphaerococcum*, круглозерной низкорослой пшеницы с характерной жесткой короткой листвой (рис. 4). Этот вид приурочен в основном к Северо-Западной Индии. Специфическая морфология этого вида и приуроченность его к ограниченному району позволяют считать его самостоятельной систематической группой. Л. Л. Декапрелевичем найден вид *T. macha* (рис. 5) в районе, примыкающем к нижней Сванетии, по чешуям напоминающий *T. dicoccum*, но имеющий 21 хромосому. Этот вид представлен озимыми формами.

М. Г. Туманяном в образцах, полученных из района озера Ван, из Турецкой Армении, выделены оригинальные, характерно ветвистые формы пшеницы с 21 хромосомой, отличающиеся необычайной трудностью обмолота, крупностью колоса. Морфологическое своеобразие этих пшениц — исключительная ксерофилия и приуроченность к определенному древнему району культуры — позволило М. М. Якубцинеру выделить их, может быть еще не вполне убедительно, в самостоятельный вид под названием *T. vavilovianum* (рис. 6). Несомненно, эта группа форм весьма своеобразна и подлежит специальному генетическому изучению.

оказался широко распространенным, представленным многими разновидностями и расами. Наибольшее разнообразие его установлено в горной Кахетии.

Очень необоснованными нам представляются ликвидация С. А. Невским вида *T. dicoccum*, а также переименование *T. vulgare* Vill. в *T. aestivum* L. — летнюю пшеницу, поскольку в этот вид включаются не только яровые (летние) формы, но и озимые. Вместо *T. dicoccum* он выделяет виды *T. volgense Nevski* и *T. armeniacum* Nevski, т. е. географические расы именует видами. Если следовать Невскому, то его *T. aestivum* надо разбить на десятки видов. Нам представляется новая классификация Невского или, точнее, его переименования неприемлемыми ни для ботанических, ни для селекционных целей.

Таким образом, 21-хромосомная группа пшениц представлена пятью видами, не считая своеобразной группы скверхедов, которая практически может быть выделена в самостоятельную группу (*T. capitatum*), как это и делают некоторые систематики. Виды *T. spelta*, *T. macha*, *T. sphaerococcum* представлены сравнительно немногими разновидностями, являясь как бы реликтовыми формами, сохранившимися лишь в изолированных горных районах. Тем не менее они весьма интересны для селекции, отличаясь специфическими морфологическими и физиологическими признаками, как малая требовательность к почвенным условиям, неосыпаемость, ксерофильность, прочная солома. *T. sphaerococcum* имеет прекрасное круглое зерно.

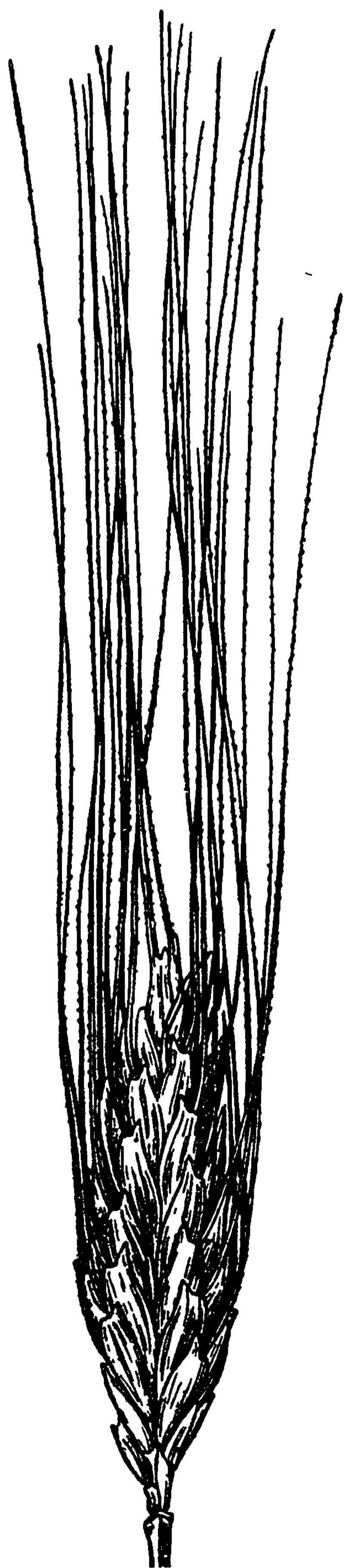


Рис. 3. *T. timopheevii* Zhuk. — пшеница Тимофеева (28 хромосом). Установлен в Западной Грузии проф. П. М. Жуковским. Отличается исключительной устойчивостью к бурой, желтой и стеблевой ржавчинам.

Наибольшее число видов пшеницы относится к группе пшениц с 14 хромосомами. Прежде всего среди твердых пшениц (*T. durum*), понимая этот вид в широком смысле, необходимо выделить резко два подвида, именно: подвид абиссинской твердой пшеницы и подвид обыкновенных твердых пшениц типа «кубанки». Первую мы называем *T. durum* subsp. *abyssinicum*, вторую — *T. durum* subsp. *expansum*, как занимающую широкий ареал.

Комплекс экологических и физиологических признаков, отличающий эти 2 подвида, настолько различен и своеобразен, что никаких сомнений в необходимости резкого выделения этих двух подвидов, даже в самостоятельные виды, не имеется. Каждый из этих подвидов представлен большим разнообразием разновидностей, сотнями ботани-



Рис. 4. *T. sphaerococcum* Perc. — круглозерная пшеница из Северной Индии, открытая проф. Персивалем (42 хромосомы). Рис. М. П. Лобановой.

ческих форм. Абиссинские твердые пшеницы (рис. 7 и 8) отличаются от наших обыкновенных твердых пшениц скороспелостью, низким ростом, опушенной листвой, сравнительной восприимчивостью к ржавчине; в своем разнообразии они включают такие эндемичные формы, как фиолетовозерные пшеницы, безостые твердые пшеницы.



Таким образом, мы делим и *T. turgidum* на два подвида. Типичные средиземноморские формы английских пшениц (*T. turgidum mediterraneum*) отличаются исключительной продуктивностью, позднеспелостью, высокорослостью, крупной листвой, устойчивостью к ржавчине. Это гиганты по сравнению с абиссинскими *T. turgidum abyssinicum* (рис. 9). Экологически и по вегетативным признакам абиссинские *T. turgidum* очень близки к абиссинским *T. durum*, представляя собой по существу инфлятную группу твердых абиссинских пшениц.

Также делится на группы и вид польской пшеницы *T. polonicum*.

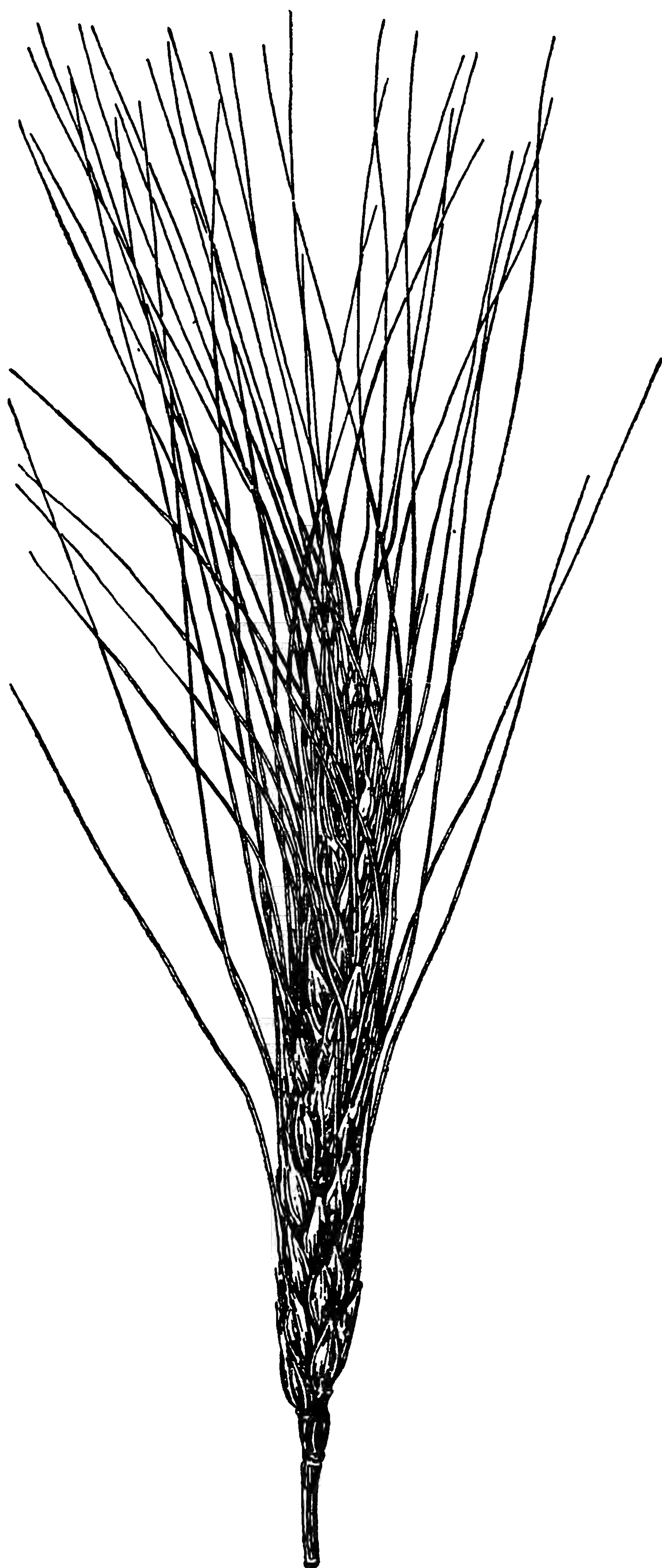
T. dicoccum поразительно резко дифференцирован на эколого-географические типы.

Западноевропейские эммеры отличаются резко выраженным иммунитетом к мучнистой росе и к различным видам ржавчины. Наоборот, азиатские формы эммера весьма восприимчивы к этим грибам. Западноевропейские формы отличаются позднеспелостью. Среди них имеются озимые формы. Наоборот, абиссинские формы отличаются скороспелостью. Крупные различия наблюдаю`я по вегетативным признакам.



Рис. 5. *T. macha* Dekapr. et Men. — пшеница-маха. Новый вид пшеницы (42 хромосомы), установленный проф. Декапрелевичем и Менабде в Западной Грузии. Рис. А. М. Шепелевой.

Рис. 6. *T. vulgare compositum* var. *vavilovii* Tum. (*T. vavilovianum* Jakubz.) (42 хромосомы) — эндемичен для Турецкой Армении. Отличается неосыпаемостью, ветвистостью. Найден и впервые описан проф. М. Г. Туманяном около озера Ван. Рис. М. П. Лобановой.



T. persicum представлена большим разнообразием форм и несомненно является хорошим ботаническим видом, приуроченным к определенной экологической среде, к высокогорным районам Кавказа, в особенности Закавказья, отличаясь физиологически способностью произрастать при низких температурах. В целом этот вид отличается большой устойчивостью к мучнистой росе, а также и к видам ржавчины, в том числе к стеблевой ржавчине (Вавилов и Якушкина, 1925).

T. persicum, как показано нами, легко скрещивается со всеми видами 28-хромосомных пшениц (*T. durum*, *T. dicoccum*, *T. polonicum*, *T. turgidum*) и дает совершенно плодовитые гибриды.

T. orientale, выделенный Персивалем, характеризуется весьма ограниченным ареалом, не выходящим за пределы Передней и Средней Азии (Турция, Иран, Казахстан). Это вид с малой приспособленностью к различным условиям среды, сравнительно более поражаемый ржавчиной, чем *T. durum* subsp. *expansum*. По длинному стекловидному зерну напоминает польскую пшеницу и по колосу занимает промежуточное место между польской и твердой пшеницей.

Рис. 7. *T. durum abyssinicum* var. *arraseita* Koern. subv. *aristiforme*, 19566. Абиссиния, район Фичи. Рис. М. П. Лобановой.

T. polonicum — спутник *T. durum* subsp. *expansum* и subsp. *abyssinicum*; определенного ареала не имеет; встречается в Северной Африке, Сирии, Палестине и в Абиссинии и несет экологические черты соответствующих географических групп твердой пшеницы.

Все перечисленные виды 28-хромосомных культурных пшениц легко скрещиваются друг с другом и дают совершенно плодовитые гибриды.

Недавно открытый П. М. Жуковским новый вид пшеницы *T. timopheevii* (с 14 хромосомами), найденный в Западной Грузии, заслуживает исключительного внимания селекционера. Этот вид выделяется среди всех 21—14-хромосомных пшениц поразительной стойкостью ко всем видам ржавчины, к головне, мучнистой росе. Больше того, он чрезвычайно устойчив также к шведской и гессенской мухам. По опытам с искусственным заражением д-ра Диксона (США), этот вид также устойчив к фузариозу. Генетически он обособлен от других 14-хромосомных пшениц, проявляя значительную стерильность при скрещивании с ними.

Культурные однозернян-

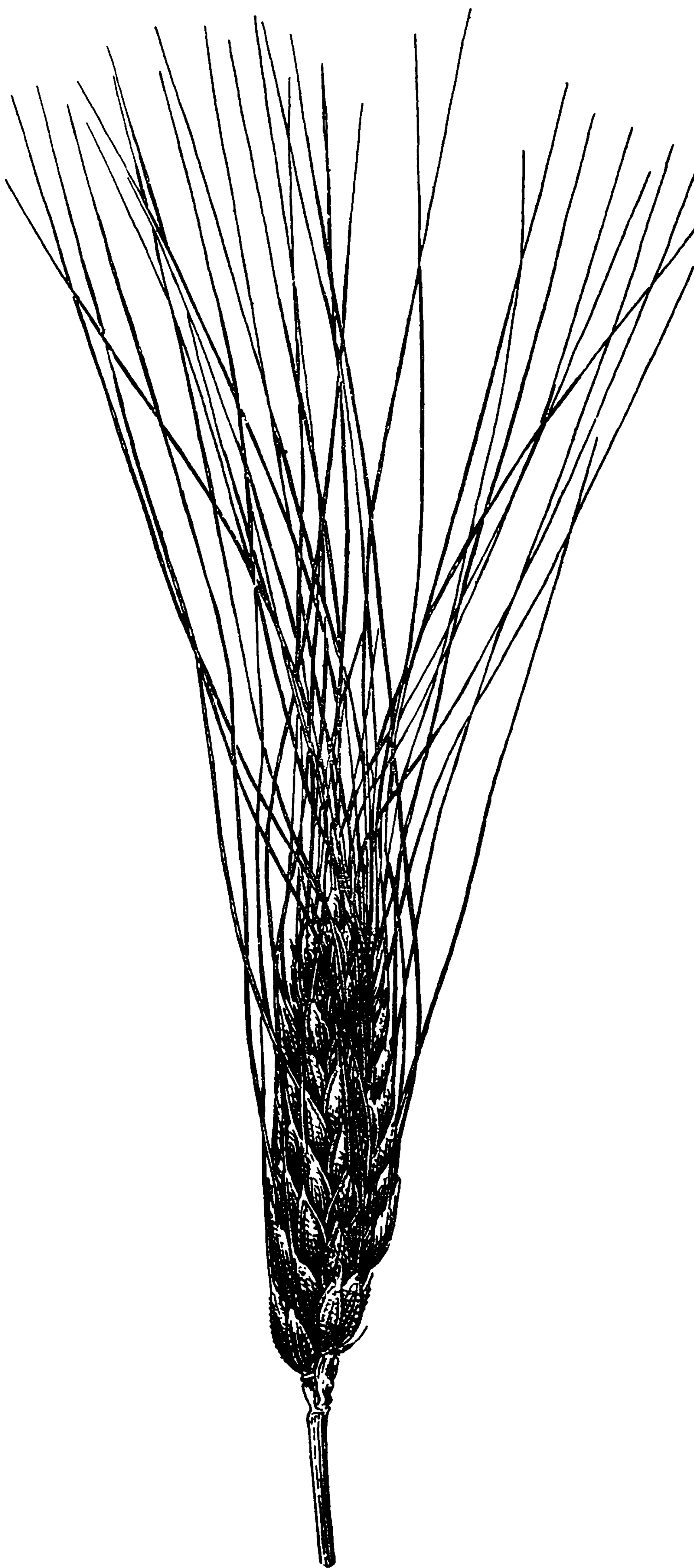


Рис. 8. *T. durum abyssinicum* var. *negustianum* Vav. subv. *aristiforme*, 18996. Абиссиния, район Харрара.

ки (7 хромосом) представлены также большим разнообразием форм. Все однозернянки характеризуются исключительной устойчивостью к поражению ржавчинами, мучнистой росой и головней. Эта группа резко обособлена как по числу хромосом, так и по трудности скрещивания. Однозернянки сравнительно труднее скрещиваются как с твердыми, так и с мягкими пшеницами, чем твердые и мягкие пшеницы между собой. Тем не менее и этот вид до известной степени может быть использован в цикле скрещиваний.

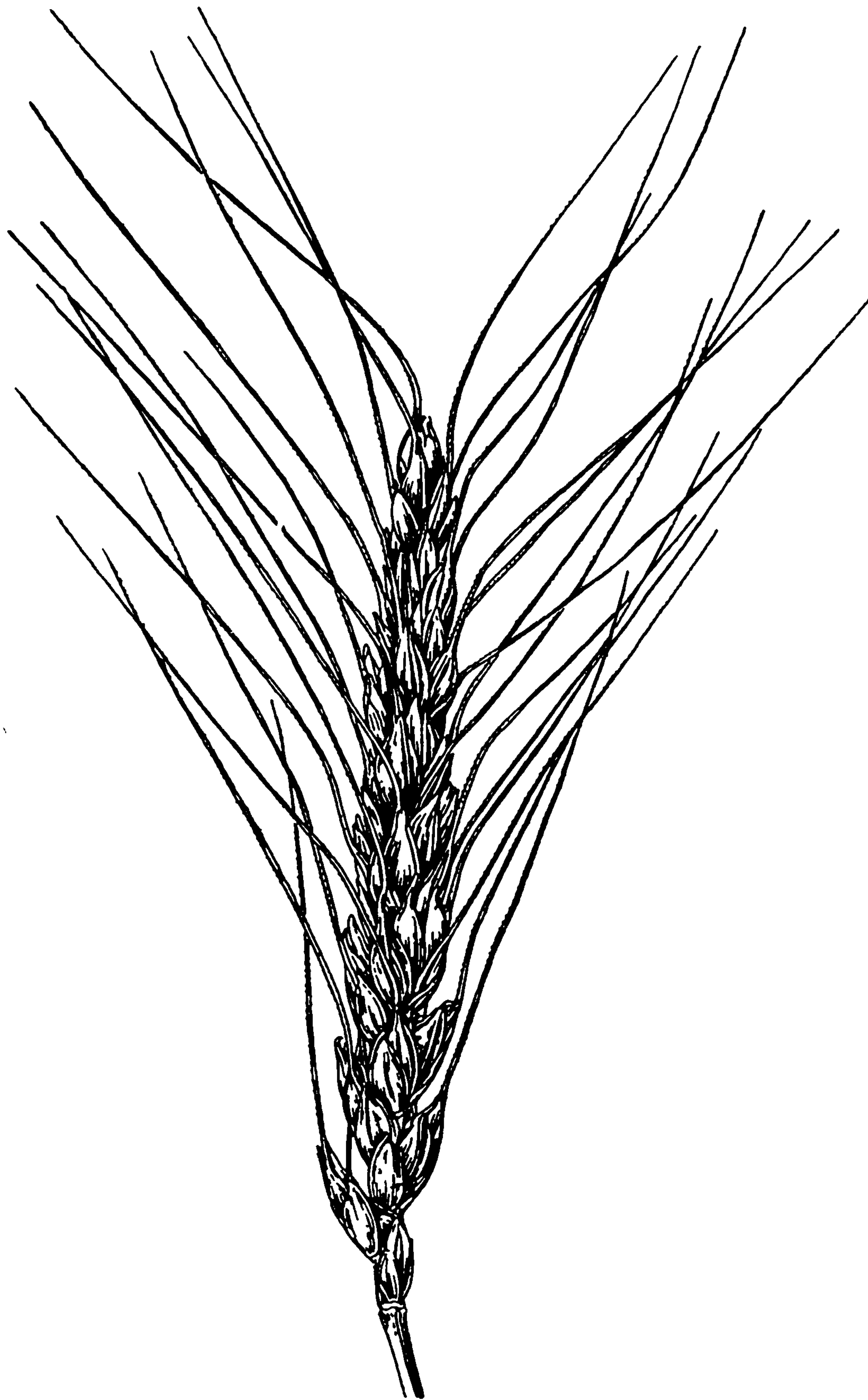


Рис. 9. *T. turgidum abyssinicum* var. *atratopurpureum* Vav. subv. *brevidentatum*, 19569. Абиссиния, район Фичи. Рис. М. П. Лобановой.

ВНУТРИВИДОВОЙ СОСТАВ ПШЕНИЦЫ

Ботанико-дифференциальный метод изучения, разработанный нами на пшенице (Вавилов, 1923), позволил установить огромное число морфологических и физиологических признаков, характеризующих наследственные формы в пределах видов и ботанических разновидностей в смысле Кёрнике. Мы различаем в настоящее время не менее 400 признаков, по которым наблюдаются наследственные различия в пределах видов пшеницы. При этом каждый из этих признаков в свою очередь может быть подразделен по различной выраженности признаков (различная интенсивность окраски, различная длина остей и т. д.). Кроме того, надо учитывать недостаточность изученности анатомических, физиологических и биохимических сортовых отличий.

Конечно, различительные признаки мы разумеем в определенных условиях среды, при сопоставлении сортов в одних и тех же условиях. Резкое изменение условий, например при помощи яровизации, может



Рис. 10. Безостая форма твердой пшеницы *T. durum abyssinicum* var. *axumicum* Vav. subv. *brevidentatum*, 190604. Абиссиния, район Гондара. Рис. М. П. Лобановой.



Рис. 11. Безостая инфлятная раса *T. turgidum abyssinicum* var. *rubrinflatum* Vav., 19650 с резко выраженными лопастями у основания остевидных заострений. Эритрея, Асмара. Рис. М. П. Лобановой.

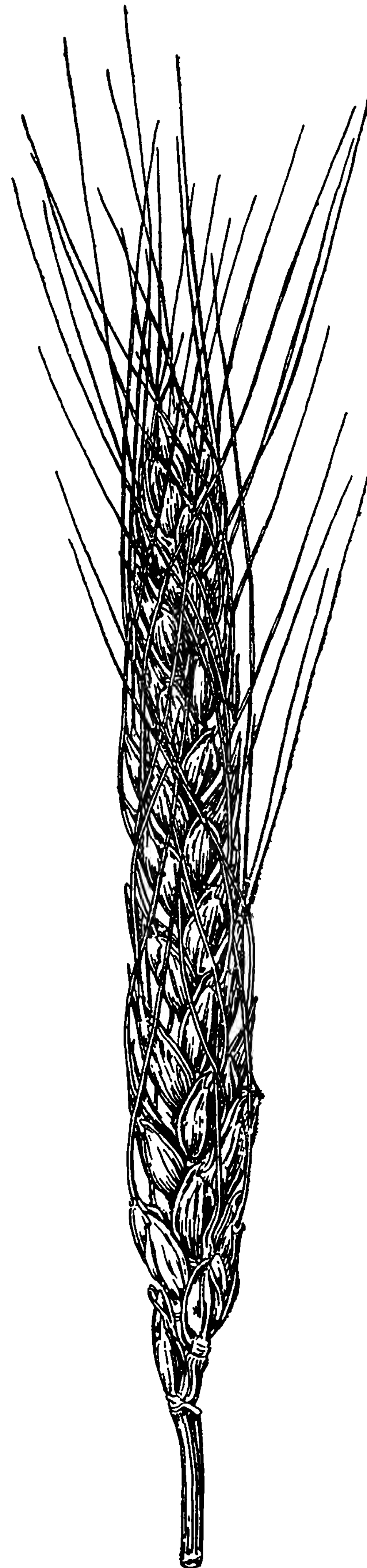


Рис. 12. *T. turgidum abyssinicum elongatum* var. *purpureum* Vav. subv. *brevidentatum*. Рыхлоколосая, короткоостистая форма *T. turgidum abyssinicum*, 19286. Абиссиния, Аддис-Абеба. Рис. М. П. Лобановой.

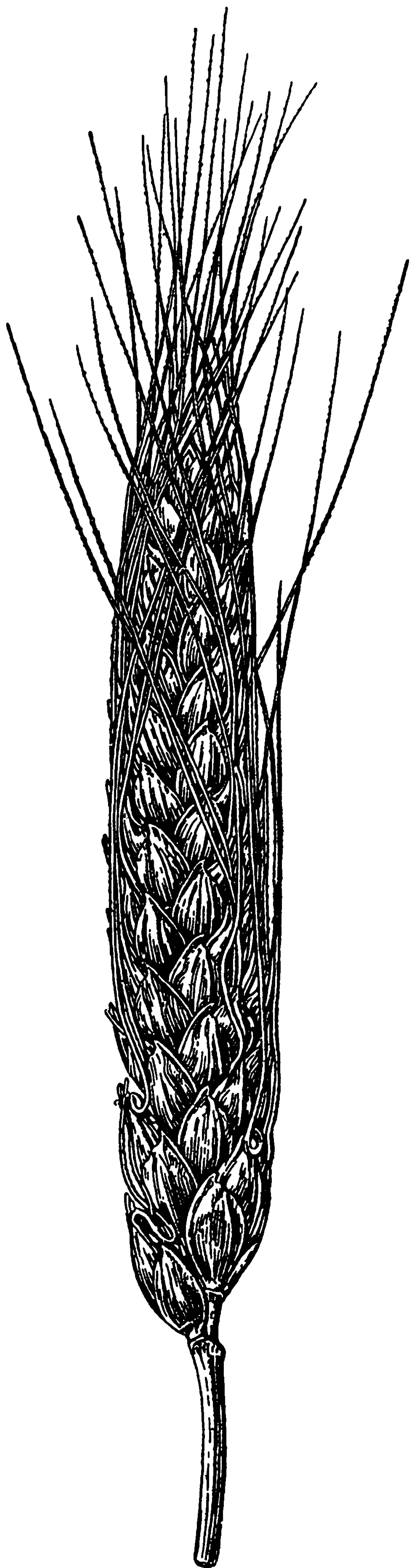


Рис. 13. *T. turgidum abyssinicum densum* var. *decoloratum* Vav. subv. *brevidentatum*, 19244. Плотноколосая форма. Абиссиния, Аддис-Абеба. Рис. М. П. Лобановой.

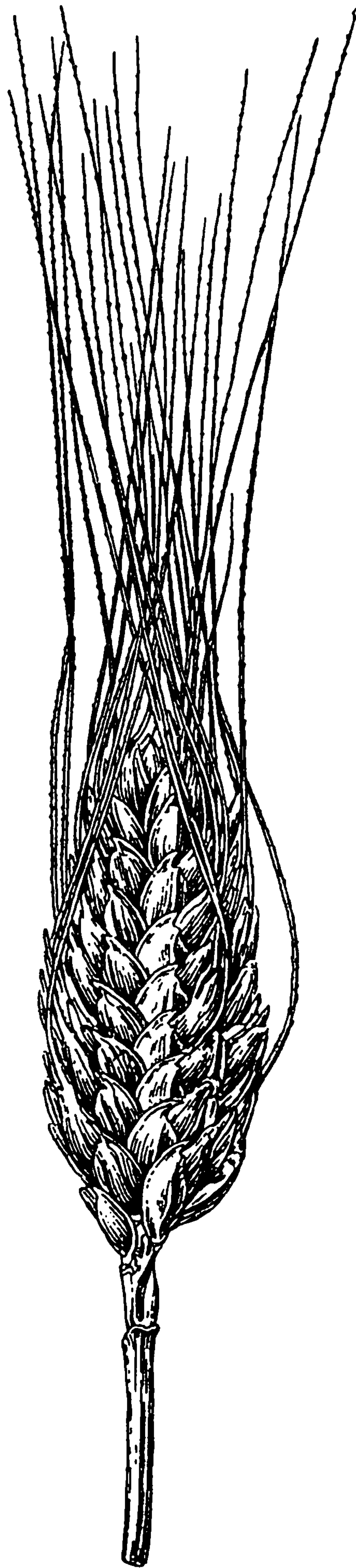


Рис. 14. *T. turgidum abyssinicum* var. *rubidicompactum* subv. *brevidentatum*, 19650. Форма с очень плотным коротким колосом. Эритрея, Асмара. Рис. М. П. Лобановой.

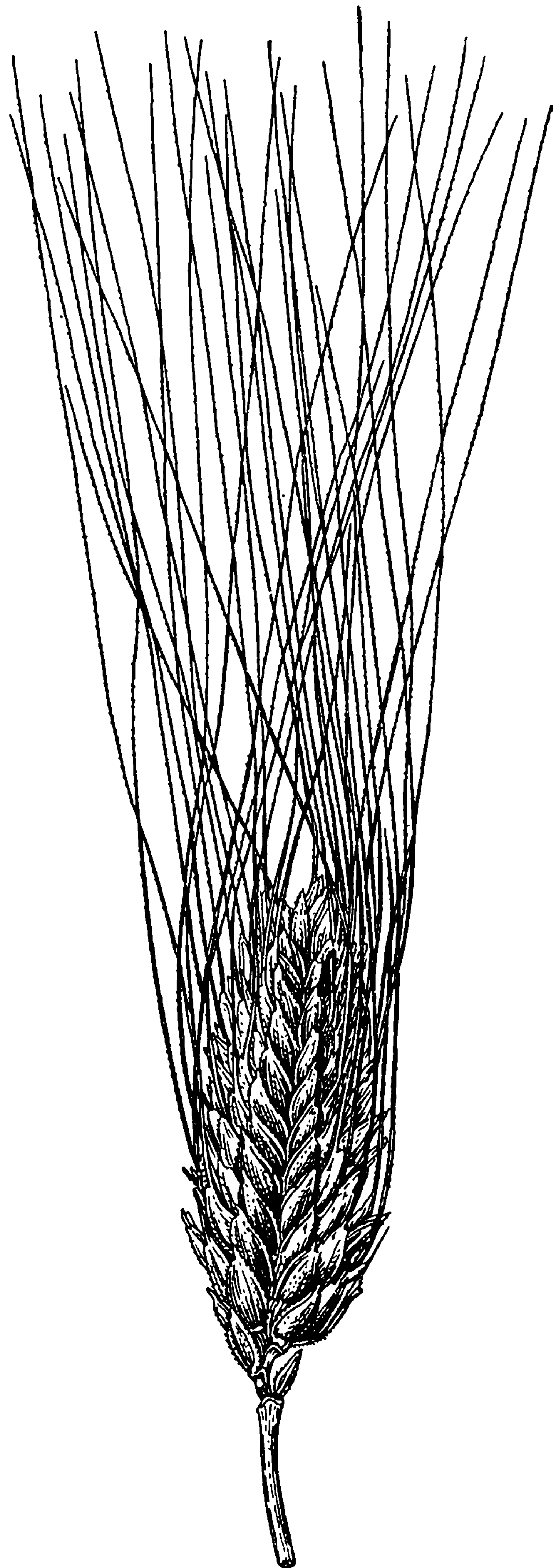


Рис. 15. *T. durum abyssinicum* var. *pseudo-copticum* Vav. subv. *longidentatum*, 19002. Абиссиния, район Харрара. Рис. М. П. Лобановой.

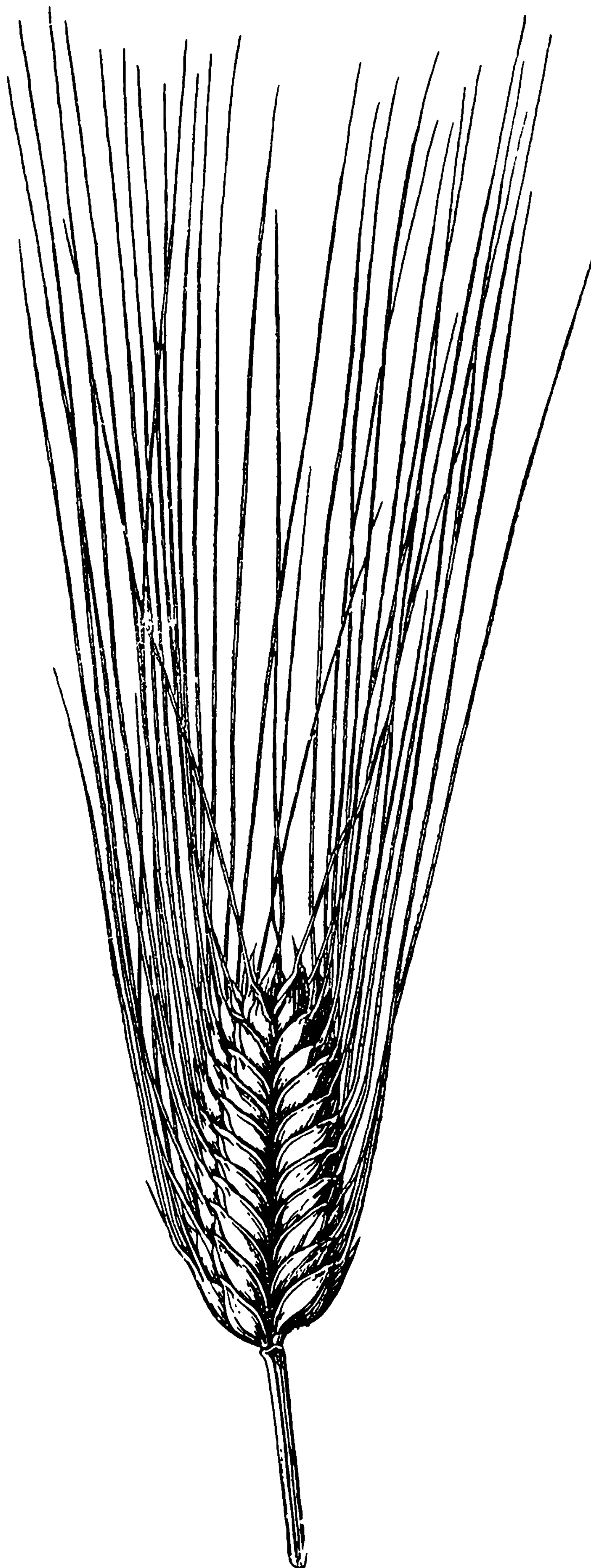


Рис. 16. *T. durum* var. *pseudo-leucomelan* Vav., 16409. Марокко. Типичный представитель секции *africana* Vav. Рис. А. М. Шепелевой.

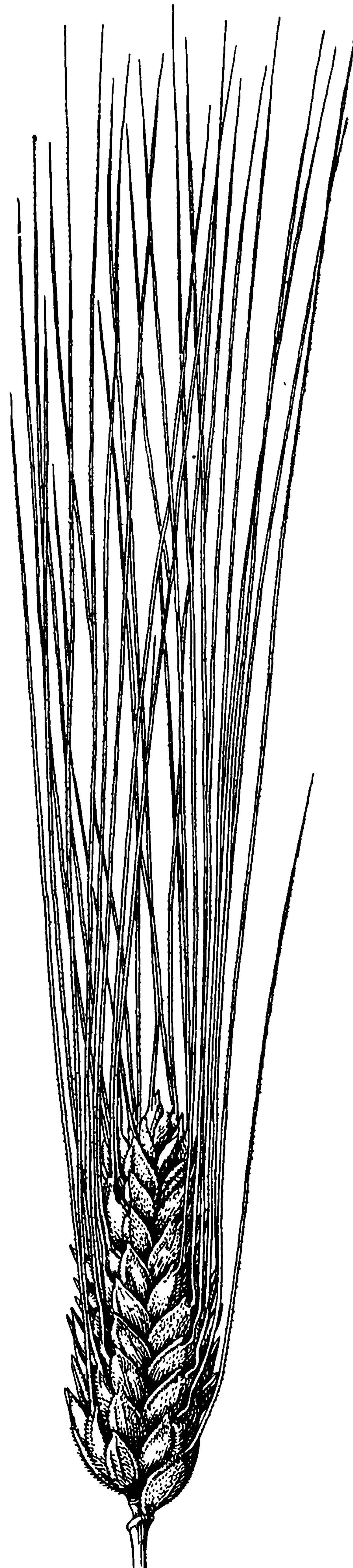


Рис. 17. *T. durum* var. *melanopus* Al., 2023. Типичный представитель египетской группы твердых пшениц (*egyptica*). Рис. А. М. Шепелевой.

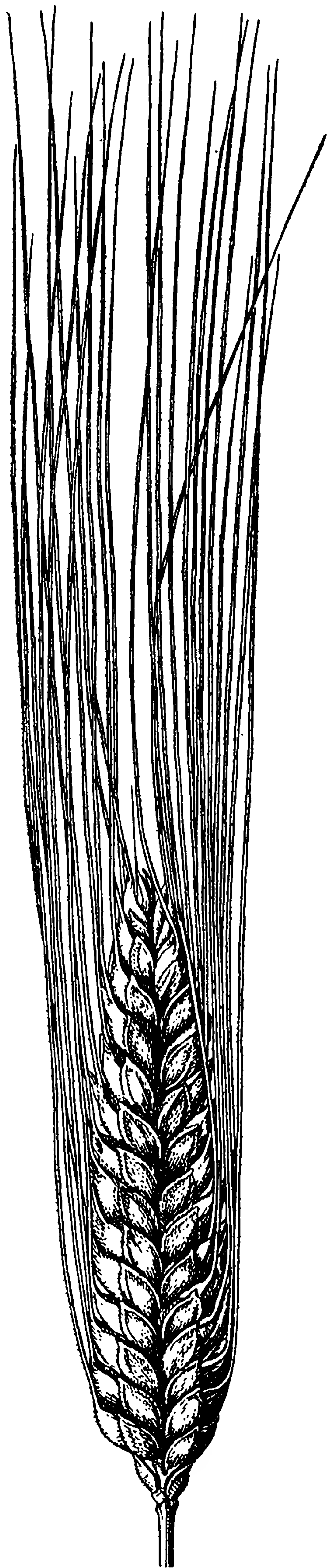


Рис. 18. *T. turgidum* subsp. *mediterraneum* Flaksb. var. *megalopolitanum*, 20050. Сицилия. Рис. А. М. Шепелевой.

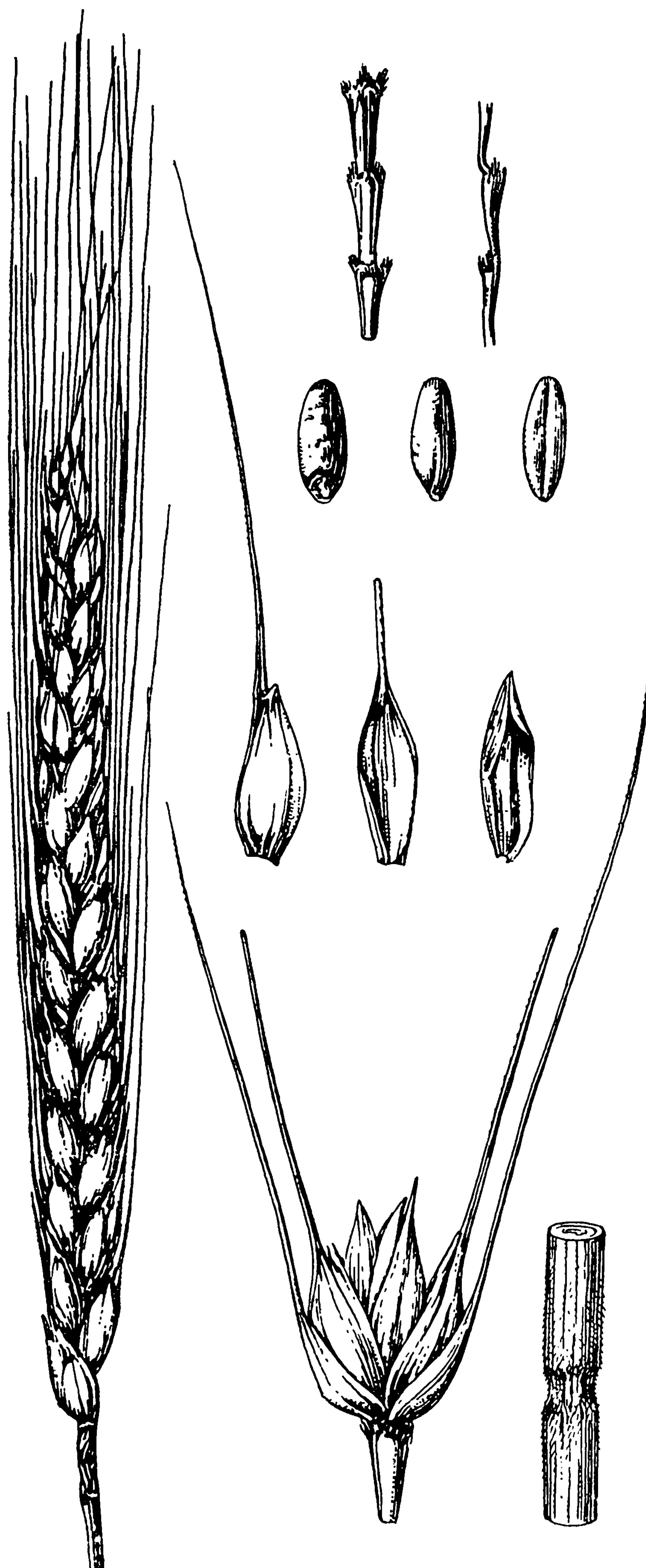
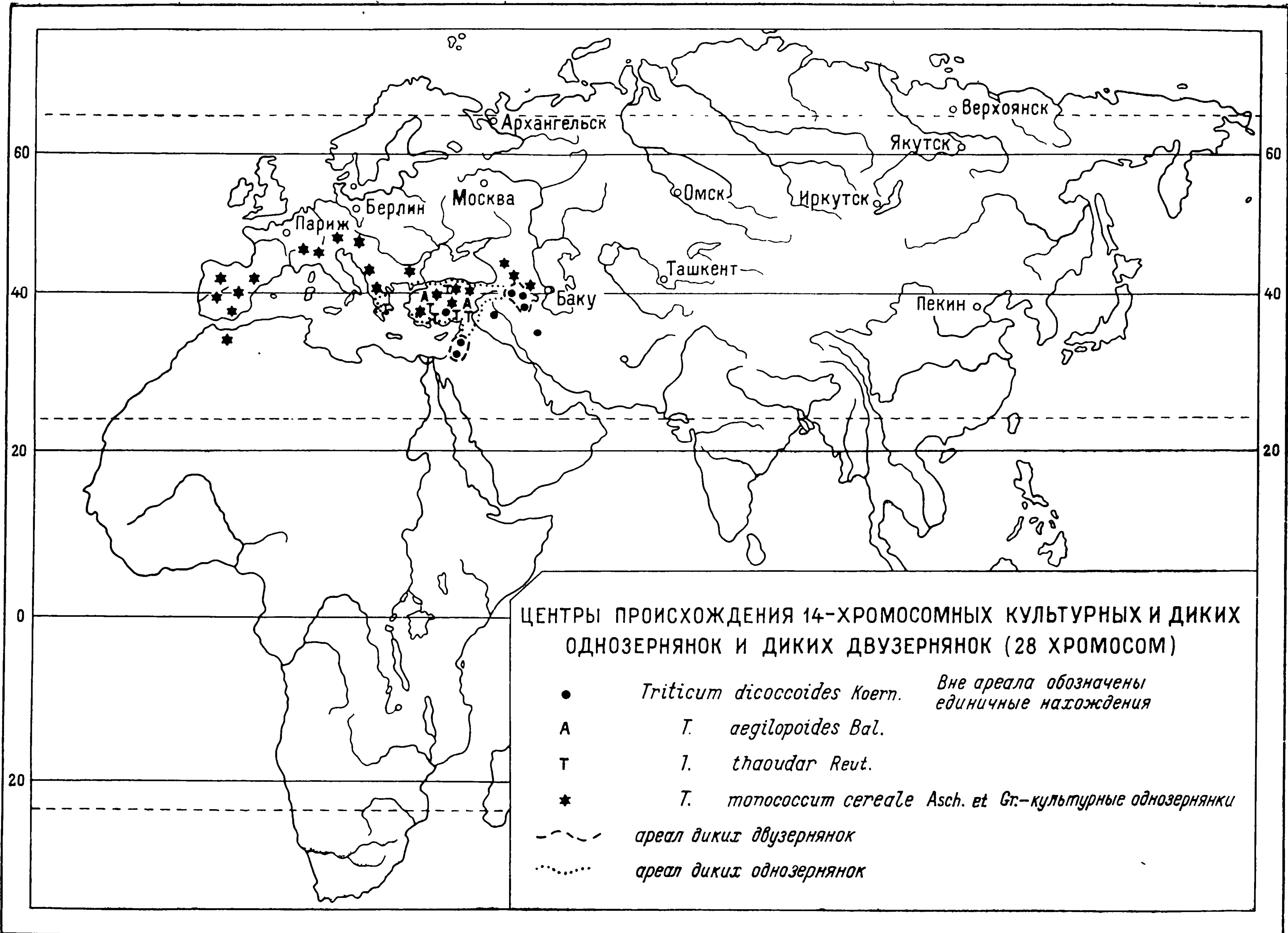
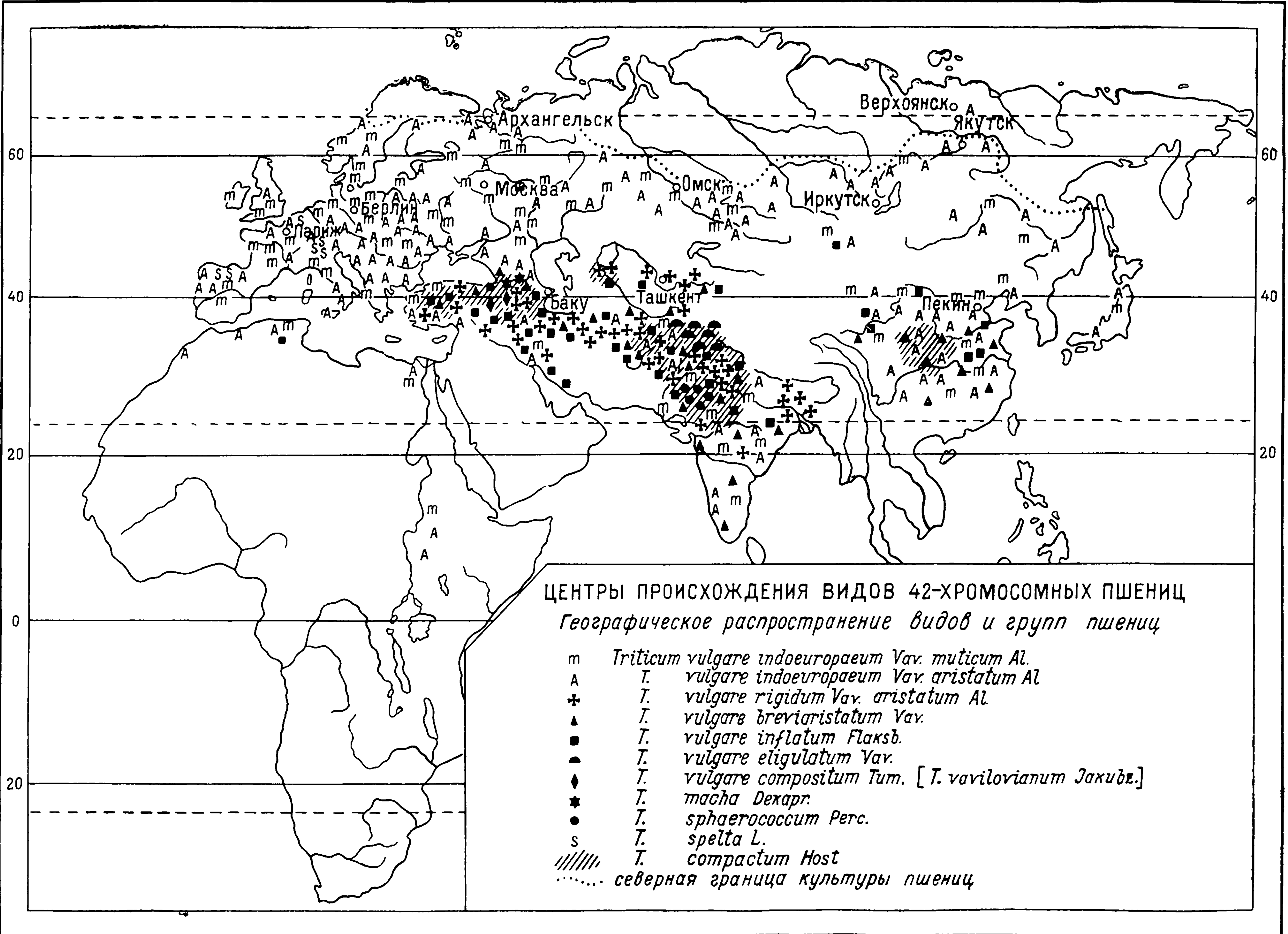


Рис. 19. *T. persicum* Vav. var. *fuliginosum* Zhuk. — Персидская пшеница. Распространена в Грузии и Армении.


ЦЕНТРЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ 14-ХРОМОСОМНЫХ КУЛЬТУРНЫХ И ДИКИХ ОДНОЗЕРНЯНОК И ДИКИХ ДВУЗЕРНЯНОК (28 ХРОМОСОМ)
Triticum dicoccoides Koern.
Вне ареала обозначены единичные нахождения
T. aegilopoides Bal.
T. thaoudar Reut.
T. monococcum cereale Asch. et Gr.–культурные однозернянки
ареал диких двузернянок
ареал диких однозернянок
Архангельск
Москва
Берлин
Париж
Баку
Ташкент
Омск
Иркутск
Якутск
Верхоянск
Пекин
60
40
20
0
20


ЦЕНТРЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ 42-ХРОМОСОМНЫХ ПШЕНИЦ
Географическое распространение видов и групп пшениц
m Triticum vulgare indoeuropaeum Var. muticum Al.
A T. vulgare indoeuropaeum Var. aristatum Al
T. vulgare rigidum Var. aristatum Al.
T. vulgare breviaristatum Var.
T. vulgare inflatum Flaksb.
T. vulgare eligulatum Var.
T. vulgare compositum Tum. [T. vavilovianum Jakubz.]
T. macha Dekapr.
T. sphaerococcum Perc.
s T. spelta L.
T. compactum Host
северная граница культуры пшениц
Верхоянск
Якутск
Архангельск
Москва
Омск
Иркутск
Берлин
Париж
Баку
Ташкент
Пекин
60
40
20
0
20

вызвать изменения в ряде признаков, включительно до морфологических различий, как остистость, безостость и окраска колоса.

Исследование обширного материала, собранного из первоисточников, обнаружило поразительное разнообразие наследственных форм пшеницы, уже существующих в природе. Если в 1920 г. на селекционном съезде в Саратове, когда мы сделали первую попытку вскрыть разнообразие мягких пшениц, приходилось говорить о наличии нескольких тысяч наследственных форм пшеницы, то в настоящее время мы не беремся определить статистически число наследственных форм пшеницы в природе, учитывая огромное число сочетаний указанных выше 400 признаков. Во всяком случае оно определяется миллионами, не считая при этом разнообразия, получаемого, например, в результате искусственного скрещивания разных видов.

Условно, для ориентировки в разнообразии пшениц в пределах видов, современная систематика пользуется несколькими наиболее легко различимыми колосовыми и зерновыми признаками. Принятая в настоящее время искусственная внутривидовая морфологическая классификация на ботанические разновидности Кёрнике построена главным образом на признаках остистости, окраски зерна, опушенности чешуй и окраски колоса. При всех ее дефектах в смысле

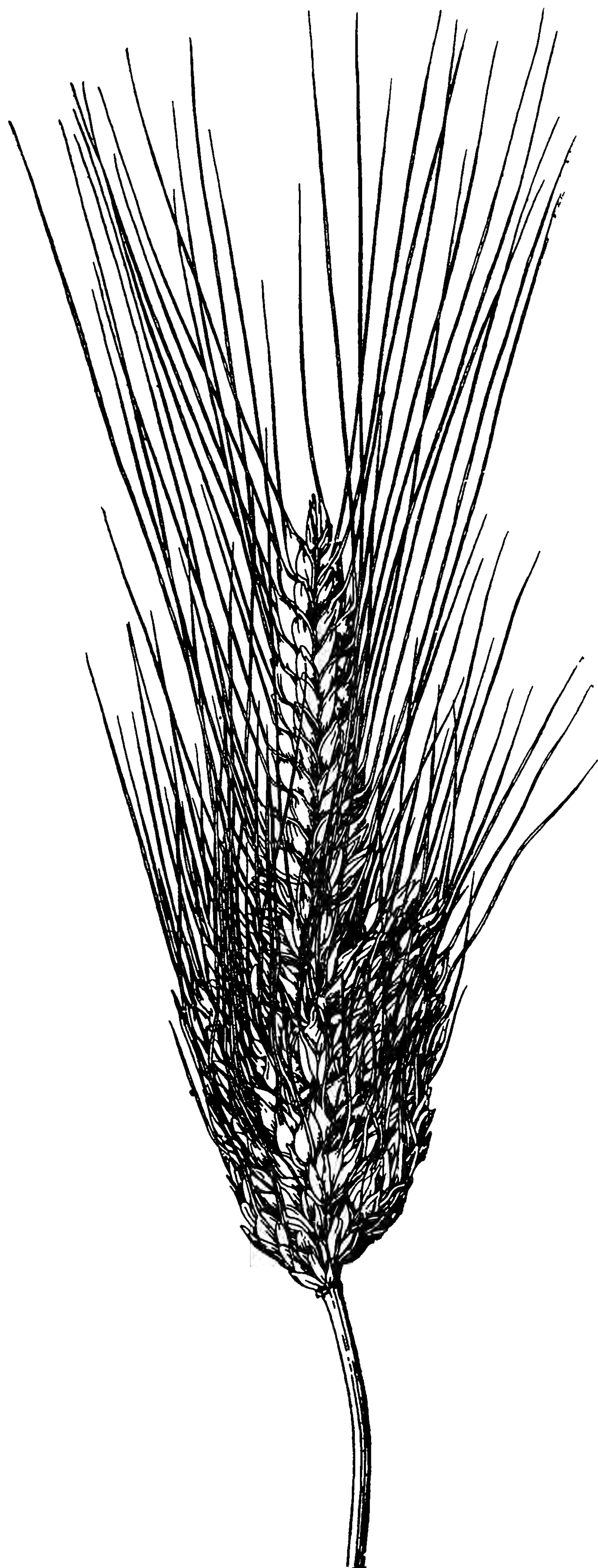


Рис. 20. *T. turgidum* var. *pseudo-cervinum* Koern., 20665. Английская ветвистая пшеница. Португалия.
Рис. А. М. Шепелевой.

объединения в одной разновидности форм, нередко глубоко отличающихся эколого-географически и даже морфологически, эта классификация очень удобна практически, и ею приходится постоянно пользоваться в первоначальном обзоре многообразия форм.

В настоящее время у всех видов пшениц установлено около 650 таких ботанических разновидностей. Надо иметь в виду, что некоторые из разновидностей Кёрнике состоят из огромного числа форм, отличающихся десятками хорошо различимых морфологических и биологических признаков. Некоторые разновидности мягкой пшеницы (например, *lutescens*, *erythrospermum*, *ferrugineum*, *albidum*) буквально представлены тысячами наследственных форм.

Такого рода дифференциация заставляет искать новых принципов классификации. Особенно настоятельной является эколого-географическая классификация, позволяющая выделить естественные категории биотипов, свойственных определенной среде.

Ниже приводим схему изменчивости видов пшеницы, характеризующихся 21, 14 и 7 хромосомами, наглядно иллюстрирующую амплитуду наследственных сортовых различий, с которыми приходится иметь дело селекционеру (см. стр. 27).

ЗАКАВКАЗСКИЙ ОЧАГ КУЛЬТУРНЫХ И ДИКИХ ПШЕНИЦ

Наряду с Абиссинией большое разнообразие видов и форм 14-хромосомных пшениц сосредоточено в Закавказье и по берегам Средиземного моря. Новейшие исследования обнаружили развернутый формообразовательный процесс в пределах Грузии и Армении. Здесь обнаружены эндемичные виды, как *T. persicum*, *T. timopheevii*, *T. macha*. Первый из них занимает сравнительно широкий ареал, охватывая высокогорные районы Армении, Грузии, доходя до северной Осетии и Эрзерума в Турции. По нашим приблизительным подсчетам, под ним занято не менее 100 000 га. Виды *T. timopheevii* и *T. macha* чрезвычайно узко локализованы и пока найдены, несмотря на тщательные поиски, в очень ограниченном количестве (на площади, в целом, менее 300—400 га) в районе, примыкающем к нижней Сванетии, к северу от Кутаиса. Возможно, что как *T. macha*, так и *T. timopheevii* являются пришлыми из северо-восточной Турции; они культивируются в Грузии в лесной полосе на вырубленных участках и несомненно являются здесь заносными, хотя, вероятно, и в очень отдаленное время.

Твердые пшеницы Азербайджана и Грузии чрезвычайно богаты формами; в особенности же велико разнообразие форм карликовой мягкой пшеницы, двузернянок и твердых пшениц в Турецкой Армении. Закавказье наряду со Средиземноморскими странами и Абиссинией представляет несомненно замечательный очаг видового и разновидностного разно-

Таблица 1

Схема наследственной изменчивости признаков видов пшеницы

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
	Генеративные признаки			
Признаки колоса				
Остистость.	Остистый	+++	+++	+++
	Короткоостистый	+	+	+
	Полуостистый (ости только в верхней половине колоса)	+	+	+
	Безостый с остевидным заострением в верхушке колоса	+++	+	
	Совершенно безостый	+		
	С деформированными остями (*inflatum*) и вздутыми чешуями	+	+	
	Крайняя степень деформации остей (фуркатность)	+	+	
Плотность.	Рыхлый	+++	+++	+
	Средней плотности	+++	+++	+++
	Плотный	++	++	++
Окраска зрелого колоса.	Белая (соломенно-желтая)	+++	+++	+++
	Светло-красная	+++	+++	++
	Темно-красная	++	+	++
	Кофейно-бурая	+	+	+
	Черная на белом фоне	+	+	+
	» » красном фоне	+	++	++
	Серо-дымчатая	+	+	+
Окраска колоса до созревания.	Светло-зеленая	+++	+++	+++
	Темно-зеленая	+++	+++	+
	Фиолетовая		+	
Опушенность чешуй.	Голые	+++	+++	+++
	Точечно-шероховатые (бугорчатые)	+	+	++
	Опушенные	+++	+++	+++
	Слабо опушенные	+	+	++
	Сильно »	+	+	++
Форма колоса.	Веретенообразная	+++	+	+
	Цилиндрическая	+++	++	
	Пирамидальная		+	+
	Булавовидная	+	+	+
Поперечное сечение колоса	Квадратное	++	++	
	Прямоугольное	+++	+++	+++
	Ближе к округлому	+++	+++	
	Форма трапеции			+++

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Длина колоса.	Короткий	++	++	+
	Длинный	++	++	+++
	Средний	+++	+++	+++
Восковой налет на колосе после созревания.	Отсутствует	+	++	+++
	Исчезает	+++	+++	
	Сохраняется	+	+	
Число колосков в колосе.	Большое	++	++	++
	Малое	++	++	+++
Окраска края колосковых чешуй.	С черной каймой	+	++	++
	Без черной каймы	+++	+++	+++
Форма колосковых чешуй.	Овальная	+++	+	
	Лодочкообразная	+++	+++	
	Широкоромбическая	+		
	Линейно-ланцетная		+	+++
	Сильно выпуклая	++	++	
	Слабо »	+++	+++	+++
Форма плеча колосковой чешуи.	Почти отсутствует	+	+	+++
	Скошенное	+++	+++	
	Приподнятое	++	++	
	Округлое	++	++	
	Почти прямое	+	+	
Длина колосковой чешуи.	Короткая	++	++	+
	Длинная	+	++	++
	Средняя	+++	+++	+++
	Крайне длинная (тип *Polonicum*)		++	
Ширина колосковой чешуи.	Узкая	+++	++	+++
	Широкая	++	+++	
Консистенция колосковой чешуи.	Консистенция обычная	+++	+++	+++
	» бумажная (тип *Polonicum*)		+	
Характер колосковой чешуи.	Мягкая (*Tenerum*)	+	+	++
	Жесткая (*Rigidum*)	+	++	+++
	Средняя	+++	+++	+++
Форма килевого зубца.	Острый	+++	++	+++
	Тупой	+++	+++	+
Окраска килевого зубца.	Черная	+	+	+
	Цвета чешуи	+++	+++	+++
Направление килевого зубца.	Прямой	+	+	+++
	Направленный внутрь цветка	+++	+++	
	Клювовидный	+	+	
	Изогнут наружу	+	++	

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Длина килевого зубца.	Едва выраженный	++	++	++
	Короткий	+	+++	++
	Длинный	+++	++	
	Зубец-ость	+	++	
	К вершине колоса увеличивающийся	++	++	++
	К вершине уменьшающийся		+	
	Ровный почти по всей длине	++	++	+++
	С неправильным чередованием по размеру и длине колоса	+	+	
Развитие киля.	По всей длине чешуи	+	+++	+++
	Не доходит до основания чешуи	+++	+	
	Отсутствует		+	+
Размер киля.	Широкий	+	+++	+
	Узкий	+++	+	+++
Зазубренность киля колосковой чешуи.	Зазубрен по всей длине	++	++	+++
	» в верхней части	+++	+++	+
	Почти не зазубрен	+	+	
	Зубчики короткие	+++	+++	+
	Зубчики длинные	+	+	+++
	Зазубренность редкая	+++	+++	+
	» густая	+	+	+++
Нервация колосковой чешуи.	Многонервная	+++	+++	+++
	Малонервная	+	+	+
Зазубренность килевого зубца.	Снаружи сильно зазубрен	++	+++	+++
	» слабо »	++	++	+
Длина остей.	Длинные		+++	+++
	Короткие	++	+	+
	Средние	+++	+++	
Расположение остей.	Расходящиеся от колоса	+++	+	+
	Параллельны колосу	+	+++	+++
Характер остей.	Грубые	++	++	+++
	Мягкие	++	++	+
	При созревании опадающие		++	
	Не опадающие	++	+++	+++
Направление остей.	Прямые	+++	+++	+++
	Изогнутые в виде штыка	+	+	
	Слабо изогнутые	++	+	+
Окраска остей.	Белая (соломенно-желтая)	+++	+++	+++
	Красная (коричнево-бурая)	+++	+++	+++
	Черная (темно-серая)	+++	+++	+
	Только зубчики на остях окрашены в черный цвет	+	+	

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Зазубренность остей.	Ости почти гладкие		+	
	Слабо шероховатые		+	
	Сильно зазубренные	+	+	
	Средне »	+++	+++	+++
Число цветков в колоске.	Колоски малоцветковые	++	++	+++
	Многоцветковые	+++	+++	
Число зерен в колоске.	Многозерные	+++	++	
	Малозерные	++	++	+++
Длина колоска.	Короткий	+++	+	+
	Длинный	+	++	+++
	Средний	++	+++	++
Ширина колоска.	Узкий	++	++	+++
	Широкий	+	+	
	Средний	++	+++	+
Ветвистость колосового стержня.	Простой	+++	+++	+++
	Ветвистый	+	++	
	С двойными колосками	+	+	
Степень ветвистости.	Ветвистость почти по всей длине	+		
	Ветвистость в нижней половине		+	
	Ветви образуют вторичные колосья (типа *Turgidum*)		+	
	Ветви не образуют вторичных колосьев (тип *Compositum*)	+	+	
Опушение колосового стержня.	Волоски расположены густо		++	+++
	» » редко	+++	++	++
	» » средне	+++	+++	++
	» длинные		+	++
	» короткие	++	++	++
	Только у основания колоска	+	+	+
	По бокам и у основания	++	++	++
	Бородки на члениках стержня у основания колосков		+	++
Ломкость стержня.	Ломкий	+	++	+++
	Распадающийся		+	+++
	Не ломкий	+++	+++	
Длина членика колосового стержня.	Длинный	+++	+++	++
	Короткий	+++	++	++
	Средний	+++	+++	+++
Ширина членика колосового стержня.	Широкий	+++	+++	+++
	Узкий		+	
	Средний	+++	+++	+++

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Форма членика стержня.	Прямой	+++	+++	++
	Слабо искривленный	+	+	+
	Клиновидный	+		
Признаки зерна				
Окраска.	Белая (желтая)	+++	+++	+
	Светло-красная	+++	+++	+++
	Темно-красная	++	++	+
	Фиолетовая		++	
	Зеленая	+		+
Форма.	Округло-яйцевидное	+++	+++	
	Удлиненно-овальное	+++	+++	+
	Горбатое	++	++	
	С серповидным углублением		+	
	Плоское, сжатое с боков		+++	+
Поперечное сечение.	Округлое	++	++	
	Угловатое	+	+	+
	Чечевицеобразное			+++
Длина.	Короткое	+++	++	+
	Длинное	++	+++	+
	Среднее	+++	+++	+++
	Крайне длинное (тип *Polonicum*)		++	
Ширина.	Узкое	++	++	+++
	Широкое	++	++	+++
	Среднее	+++	+++	+
Морщинистость.	Отсутствует	+++	+++	+++
	Имеется		+	
Консистенция.	Стекловидное	++	+++	
	Полустекловидное	++	+++	+
	Мучнистое	+++	++	
	Восковидное		+	
Бороздка.	Мелкая	++	++	+
	Глубокая	++	++	++
	Широкая	++	++	+
	Узкая	++	++	++
Волоски в верхней части зерна.	Длинные	+++	+	++
	Короткие	+	+++	++
	Густо расположенные		+	+
	Редко »	+++	+++	+++
	Почти отсутствуют	+	+	
Зародыш зерна.	Выпуклый	++	++	++
	Вогнутый	++	++	++
	Округлый	++	++	+
	Удлиненный	++	++	++

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Химический состав зерна.	Богатое белком	++	++	++
	Бедное »	++	++	+
	Среднее по содержанию белка	++	++	++
Абсолютный вес.	Низкий	+		+++
	Высокий	+	++	+
	Средний	+++	+++	+++
	Крайне высокий (вес 1000 зерен 60—80 г) тип (*Polonicum*)		+	
Натура зерна	Высокая	++	++	+
	Низкая	++	++	+
	Средняя	+++	+++	+++
Водопоглотительная способность.	Сильная	+++	+++	
	Слабая	+++	+++	
	Средняя	+++	+++	++
Вымолачиваемость.	Трудная	++	++	+++
	Легкая	++	++	
	Средняя	+++	+++	+
Объемный выход хлеба.	Высокий	++	++	
	Низкий	++	++	+
	Средний	+++	+++	+
Расплывчатость хлеба.	Большая	++	++	+
	Малая	++	++	
	Средняя	+++	+++	+
Пористость хлеба.	Грубая	++	++	
	Не грубая	++	++	+
	Средняя	++	+	+

Вегетативные признаки

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Строение листа.	*Ligulatum* — с развитым язычком	+++	+++	+++
	Eligulatum — без язычка . .	+	+	
	С редуцированным язычком	+	+	
Форма куста.	Прямостоячий	+++	+++	+
	Стелющийся	++	++	+++
	Полустелющийся	++	++	+++
	Тип *prostratum*		++	++
Число сосудистых пучков в колеоптиле.	Двухнервные	+++	+++	+++
	Многонервные		+	
Окраска всходов.	Фиолетовая	+	++	+++
	Зеленая	+++	+++	+

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Опушение всходов.	Голые	+	+++	
	Коротко опушенные	+++	++	
	Средние	+++	+	++
	Бархатистые	++	++	++
	Мохнатые	+		
	Реснитчатые	+	+	
Опушение листового влагалища.	Голое	+	+++	
	Коротко опушенное	+++	++	+
	Бархатистое	++	++	
	Мохнатое	+		
	Реснитчатое	+	+	++
Опущение края листового влагалища.	Без ресничек	+++	+++	+
	С ресничками	+	+	+++
Опушение листовой пластинки.	Голая	+	+++	
	Коротко опушенная	+++	++	
	Бархатистая	++	++	++
	Мохнатая	+		
	Реснитчатая		+	+++
Опушение края листовой пластинки.	Без ресничек	+++	+++	+
	С ресничками	+	+	+++
Длина листовой пластинки.	Короткая	++	++	
	Длинная	++	+++	+
	Средняя	+++	+++	+++
	Крайне длинная		+	
Ширина листовой пластинки.	Узкая	++	++	+++
	Широкая	++	+++	
	Средняя	+++	+++	++
Окраска листвы.	Светло-зеленая	+++	+++	++
	Темно-зеленая	+++	+++	+++
Число устьиц на листьях.	Большое	+	+++	+++
	Малое	+++	++	
	Среднее	+++	++	
Величина клеток листьев и размеры устьиц.	Крупные	+++	++	
	Мелкие	++	++	+++
	Средние	+++	+++	++
Поникание листвы.	Слабо поникает	+	+	+
	Сильно »	++	++	+++
	Почти не поникает	+		
Характер листа.	Грубый	+++	+++	+++
	Мягкий	+++	+++	+
Облиственность.	Слабая	+	+	+
	Сильная	+	++	+++
	Средняя	+++	+++	++

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Восковой налет на листе и стебле.	Слабый	+++	+++	+++
	Сильный	+++	+++	
	Средний	+++	+++	
	Отсутствует	+	++	+++
Форма язычка.	Каемчатый	+++	+++	+++
	Конусовидный	+	+	+
Размер язычка.	Короткий	++	++	++
	Длинный	++	++	+
	Средний	+++	+++	++
Окраска язычка.	Фиолетовый		+	+
	Бесцветный	+++	+++	+++
Наличие ушков.	Имеются	+++	+++	+++
	Отсутствуют	+	+	
	Зачаточные	+	+	
Размер ушков.	Короткие	+++	+++	++
	Длинные	+++	+++	++
	Средние	+++	+++	++
Окраска ушков.	Фиолетовые	+	++	+++
	Бесцветные	+++	+++	+
Окраска стеблей до созревания.	Фиолетовая	++	++	+++
	Зеленая	+++	+++	+++
Окраска стеблей после созревания.	Фиолетовая	+	+	+
	Желтая	+++	+++	+++
Размер нижнего междоузлия.	Короткое	++	++	+++
	Длинное	++	++	+
	Среднее	+++	+++	+
Форма стеблевых узлов.	Сильно выпуклые	+	++	+
	Слабо »	++	++	+
	Средние по выпуклости	+++	+++	++
Длина стеблевых узлов.	Короткие	+++	++	++
	Длинные	++	+++	++
	Средние	+++	+++	++
	Крайне длинпые		+	
Окраска стеблевых узлов.	Зеленые	+++	+++	
	Фиолетовые	+	++	+++
Опушение стеблевых узлов.	Неопушенные	++	++	
	Слабо опушенные	+++	+++	+
	Густо »	+	++	+++
Число узлов на главном стебле.	Малое	+	+	+
	Большое	++	++	+
	Среднее	+++	+++	+++
Высота растения.	Низкорослые	++	++	+
	Среднего роста	+++	++	++

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Высота растения.	Высокорослые	++	++	+++
	Карликовые формы	+	+	
	Крайне высокорослые		+	
Толщина соломы.	Тонкая	++	+	+++
	Толстая	+	++	
	Средней толщины	+	+	+
Стенки соломы.	Тонкие	+++	+++	++
	Толстые	+++	+++	
Выполненность соломы под колосом.	Полая	+++	+	+
	С малым просветом	+	+++	+++
	Выполненная		+++	++
Опушение соломы под колосом.	Отсутствует	+++	+++	+++
	Имеется	+		
Солома под колосом.	Прямая	+++	+++	+++
	Изогнутая	+	+	+
Положение колоса.	Резко наклонный	++	++	+
	Почти вертикальный	++	++	+++
	Поникает		+	
Кустистость.	Малая	+++	+++	+
	Большая	+++	+++	+++
	Средняя	+++	+++	++
Окраска пыльников.	Желтые	+++	+++	++
	Фиолетовые	+	++	++
Размер пыльников.	Длинные	+	+	+++
	Короткие	+++	+++	+

Физиологические признаки

Образ жизни (в определенных условиях полевой культуры).	Яровой	+++	+++	+++
	Озимый	+++	++	+++
	Полуозимый	++	++	+
Энергия произрастания.	Всходы быстро развиваются	+++	+++	++
	» медленно »	+++	+++	+
Сортовые различия по стадии яровизации.	По отношению к температуре сорта могут быть подразделены на несколько групп	+++	+++	+++
Сортовые различия по световой стадии.	Сорта различаются по отношению к длительности освещения	+++	+++	+++
Скороспелость (в определенных сравниваемых условиях).	Ранние по колошению	+++	+++	++
	Поздние » »	+++	+++	+++
	Средние » »	+++	+++	+

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
Скороспелость (в определенных сравниваемых условиях).	Ранние по созреванию . . .	+++	+++	++
	Поздние » » . . .	+++	+++	+++
	Средние » » . . .	+++	+++	+
Способ цветения.	Открытое	+	++	+
	Закрытое	+++	+++	+++
Биологические признаки				
Отношение к грибным паразитам				
К желтой ржавчине (*Puccinia glumarum*).	Слабо восприимчивые . . .	++	+++	+++
	Сильно » . . .	+++	+	
	Средне » . . .	+++	+	
К бурой ржавчине (*Puccinia triticina*).	Слабо » . . .	+	+++	+++
	Сильно » . . .	+++	+	
	Средне » . . .	++	+	
К линейной ржавчине (*Puccinia graminis*).	Слабо » . . .	+	++	+++
	Сильно » . . .	+++	++	
	Средне » . . .	+++	++	+
К мучнистой росе (*Erysiphe graminis*).	Слабо » . . .		++	+++
	Сильно » . . .	+++	++	
	Средне » . . .	+	++	
К фузариозу (*Fusarium roseum*).	Слабо » . . .	+	++	++
	Сильно » . . .	++	+	+
	Средне » . . .	+	+	+
К мокрой головне (*Tilletia tritici* и *T. levis*).	Слабо » . . .	+	+	++
	Сильно » . . .	+++	+++	
	Средне » . . .	+++	+++	+
К пыльной головне (*Ustilago tritici*).	Слабо » . . .	+	++	++
	Сильно » . . .	+++	+	
	Средне » . . .	+++	++	+
Степень поражаемости насекомыми				
Шведской мухой.	Сильно повреждаемые . .	+++	+++	+
	Слабо » . . .	+	+	++
Гессенской мухой.	Сильно » . . .	+++	+++	
	Слабо » . . .	+	+	++
Холодо-(морозо-) устойчивость				
К низким температурам в первый период.	Сильно устойчивы	++	+	
	Слабо »	+++	+++	++
	Средне »	+++	++	++

Таблица 1 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	Виды с 42 хромосомами (2 n) *T. vulgare* и др.	Виды с 28 хромосомами (2 n) *T. durum* и др.	Виды с 14 хромосомами (2 n) *T. monococcum* и др.
К низким температурам во второй период (после выхода в трубку).	Сильно устойчивы	+++	+	+
	Слабо »	+	+++	++
	Средне »	++	++	++
Засухоустойчивость				
К почвенной засухе.	Сильно устойчивы	++	++	+
	Слабо »	+++	+++	++
	Средне »	++	++	+
К воздушной засухе в первый период (до колошения).	Сильно »	++	++	+
	Слабо »	+++	+++	++
	Средне »	++	++	+
К воздушной засухе во второй период.	Сильно »	++	++	+
	Слабо »	+++	++	++
	Средне »	++	++	+
Зноевыносливость.	Сильно »	++	++	+
	Слабо »	+++	+++	+++
	Средне »	++	+	+
Другие признаки				
Устойчивость к избытку влаги.	Устойчивы	+	+	
	Слабо устойчивы	+++	+++	++
Устойчивость против полегания.	Сильно »	++	++	+++
	Слабо «	+++	+++	+
	Средне »	+++	+++	+++
Отзывчивость на удобрения.	Мало требовательны к удобрению	+++	+++	+++
	Весьма отзывчивы на удобрения в смысле повышения урожайности	+++	+++	
Осыпаемость зерна при созревании.	Сорта склонны к осыпанию зерна	+	+	++
	Не осыпаются	+++	+++	++
Склонность к перекрестному опылению.	Склонны к естественному скрещиванию	+	+	
	Малосклонны	+++	+++	+++

Примечания. Таблица составлена М. М. Якубцинером по нашим указаниям и с нашими дополнениями. +++ обозначает широкое распространение данного признака; + обозначает редкое распространение признака; ++ обозначает сравнительно частое распространение признака.

образия по 14-хромосомным пшеницам, заслуживающий исключительного внимания, в особенности по иммунитету к заболеваниям. Двузернянки особенно распространены в настоящее время в Армении, в Татарской республике, у чувашей, в Пиренеях у басков, в Абиссинии, Эритрее и небольшими пятнами в горной Италии, на Балканах и в горном Марокко.

Третья группа пшениц, однозернянки, отличающиеся 7 хромосомами (гаплоидное число), сосредоточены в основном культурном потенциале в Закавказье, в особенности в Нагорном Карабахе и в Малой Азии. Нагорный Карабах в южной части, по-видимому, концентрирует в настоящее время наибольшее разнообразие форм культурной однозернянки, которая здесь является примесью к двузернянкам.

Дикие однозернянки распространены широко в южной Армении, в особенности в районе, примыкающем к Арарату, где они представлены большим разнообразием форм и растут зарослями вместе с двузернянкой, различными видами *Aegilops* и *Secale vavilovii* Grossh. — однолетней дикой рожью. В пределах Армении, около Эривани, можно до сих пор видеть в большом количестве диких родичей пшеницы; здесь же сосредоточено поразительное разнообразие культурных разновидностей пшеницы, в том числе эндемичных видов, как *T. persicum*, здесь возделываются многие разновидности *T. compactum* и широко распространена культура двузернянки.

В пределах Закавказья, по-видимому, имеет еще место самый видообразовательный процесс, путем удвоения хромосомального набора, чему способствуют температурные смены горных районов.* Армения в пределах советского Закавказья особенно богата видовым и разновидностным разнообразием культурных и диких пшениц. Проф. М. Г. Туманян установил здесь до 250 ботанических разновидностей культурных и диких пшениц (Туманян, 1933). Армения по числу разновидностей пшеницы превышает все остальные области и районы СССР, взятые вместе. *T. persicum* в ее разнообразии сосредоточена главным образом в горной Грузии, по южному склону Главного Кавказского хребта, где она представлена доминантными формами (чернnetworks колосыми, опушенными и т. д.).

Факты географической локализации разнообразия пшениц являются основными в учении об исходном материале для селекции пшеницы. Все значение этих фактов мы начинаем понимать только в последние годы. Они конкретно подводят исследователя к овладению пшеницей. Основной факт капитального значения для селекции настоящего и будущего —

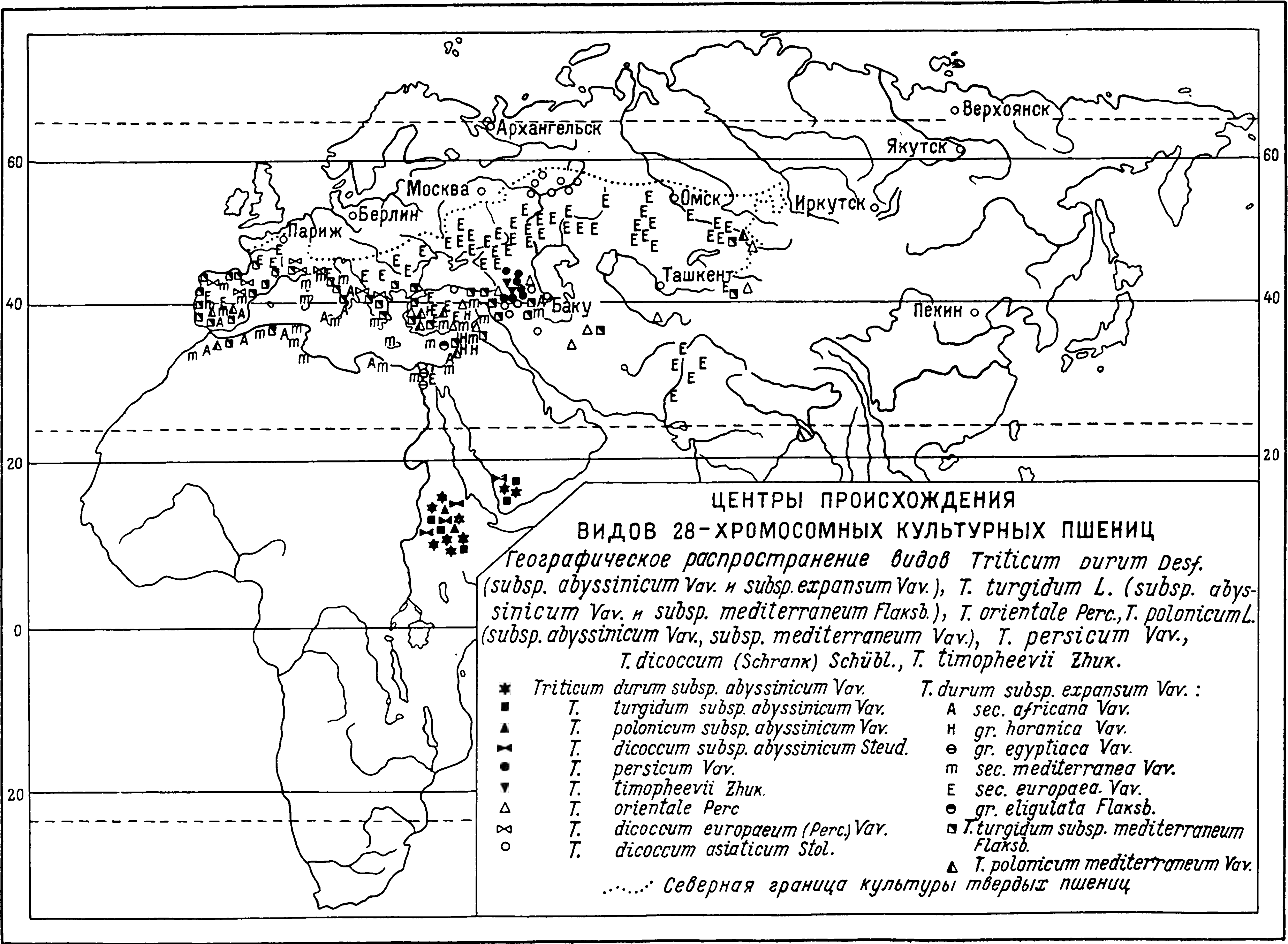
* Нам приходилось собирать около Эривани росшие рядом дикие однозернянки (7-хромосомные) и двузернянки (14-хромосомные), которые по всем морфологическим признакам проявляли поразительное сходство. Двузернянки отличались главным образом некоторым гигантизмом. Такие факты отмечены нами в горах Кавказа для ряда диких видов других растений. Эти факты подлежат дальнейшему исследованию.

это огромный потенциал природного видового и сортового разнообразия, в прошлом совершенно недоучитывавшийся. Если такие факты установлены для пшениц, то можно судить, как мало мы знаем об исходном материале по другим культурным растениям.

АМПЛИТУДА ИЗМЕНЧИВОСТИ МЯГКИХ И ТВЕРДЫХ ПШЕНИЦ

Огромный новый материал по видам и сортам пшеницы, открывшийся перед исследователем, приводит к новым установлениям. Вопреки мнению о преимущественном разнообразии мягких пшениц, разделяемому Персивалем и другими авторами, фактическое исследование нами состава 28-хромосомных пшениц обнаружило чрезвычайно широкую амплитуду наследственной изменчивости, превышающую разнообразие мягких пшениц. По размеру зерна, по окраске зерна, по размеру колоса, чешуй, высоте растения, размеру листьев, длине остей, продолжительности вегетационного периода, по анатомическим признакам (число нервов в колеоптиле), размеру устьиц — группа 28-хромосомных пшениц, как показали наши сравнительные исследования, превосходит 42-хромосомную группу. При этом обнаружились не только морфологические, но и глубокие эколого-физиологические отличия, позволяющие использовать 28-хромосомную группу для получения новых необходимых нам сочетаний. Отдельные виды, как например *T. dicoccum*, дифференцированы на протяжении своего широкого ареала на ряд резко отличимых эколого-географических групп, различающихся десятками признаков, в том числе важнейшими хозяйственными свойствами, иммунитетом к ржавчине, головне и мучнистой росе и т. д. В основном своем ареале виды 28-хромосомной группы доходят до пределов культуры в горных районах Абиссинии. Среди них имеются как крайние ксерофиты (например, сирийские твердые пшеницы), так и крайние гигрофиты (типичные английские пшеницы — *T. turgidum mediterraneum*).

Среди группы культурных 28-хромосомных пшениц приходится несколько обособить *T. timopheevii*, так же как дикие формы *T. dicoccoides*. Хотя они и принадлежат к одной и той же категории видов вместе с твердыми пшеницами по числу хромосом, но обособлены генетически, что обнаруживается частичным бесплодием, проявляющимся при гибридизации с видами той же хромосомальной группы. Особенно резко обособлен вид *T. timopheevii*. Как показал Кихара, один из наборов его хромосом не гомологичен другим видам пшеницы. Селекционный потенциал группы с 28 хромосомами, как выяснено новейшими исследованиями, значительно богаче, чем это предполагали раньше. Амплитуда экологической приспособляемости этой группы не менее, чем у 42-хромосомной группы. Этот факт, остававшийся неизвестным в прошлом, должен быть максимально использован современной селекцией.



Архангельск
Верхоянск
Якутск
Москва
Берлин
Париж
Омск
Иркутск
Ташкент
Баку
Пекин
60
40
20
0
20
ЦЕНТРЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ
ВИДОВ 28-ХРОМОСОМНЫХ КУЛЬТУРНЫХ ПШЕНИЦ
Географическое распространение видов Triticum durum Desf. (subsp. abyssinicum Vav. и subsp. expansum Vav.), T. turgidum L. (subsp. abyssinicum Vav. и subsp. mediterraneum Flaksb.), T. orientale Perc., T. polonicum L. (subsp. abyssinicum Vav., subsp. mediterraneum Vav.), T. persicum Vav., T. dicoccum (Schrank) Schübl., T. timopheevii Zhuk.
Triticum durum subsp. abyssinicum Vav.
T. turgidum subsp. abyssinicum Vav.
T. polonicum subsp. abyssinicum Vav.
T. dicoccum subsp. abyssinicum Steud.
T. persicum Vav.
T. timopheevii Zhuk.
T. orientale Perc
T. dicoccum europaeum (Perc.) Vav.
T. dicoccum asiaticum Stol.
T. durum subsp. expansum Vav.:
A sec. africana Vav.
H gr. horanica Vav.
gr. egyptiaca Vav.
m sec. mediterranea Vav.
E sec. europaea. Vav.
gr. eligulata Flaksb.
T. turgidum subsp. mediterraneum Flaksb.
T. polonicum mediterraneum Vav.
Северная граница культуры твердых пшениц

ПАРАЛЛЕЛИЗМ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВ ПШЕНИЦЫ

Систематическое изучение видов пшеницы наряду со специфическими особенностями видов обнаружило поразительные параллелизмы в признаках видов, отграниченных генетически и географически. Исследования последних лет вскрыли множество новых фактов. В табл. 2 сопоставлены в сжатой форме ряды изменчивости всех наиболее детально изученных видов, по которым мы имеем достаточный материал. В приводимых таблицах выписаны только качественные признаки, понимая этот термин в обычной условности. Мы изъяли сознательно из этих таблиц обычные количественные признаки, поскольку они в каждом виде варьируют от минимума к максимуму. В этом отношении качественные признаки являются более показательными.

По признакам колоса, по форме чешуй, по окраске зерна, по присутствию и отсутствию язычка (ligula), по вегетативным признакам все виды в основном проявляют поразительный параллелизм. Многие признаки, считавшиеся систематиками в недавнем прошлом специфическими для мягких пшениц, как наличие безостых форм, инфлятных форм, были обнаружены в 1927 г. нашей экспедицией в северной Абиссинии среди твердых пшениц и, вероятно, будут найдены у персидской пшеницы. Безлигульные формы, впервые установленные на мягких пшеницах на Памире, были затем обнаружены на твердых и карликовых пшеницах.

Это обстоятельство позволяет наметить общую систему классификации, основанную на параллелизме, упрощая изучение многообразия. В то же время необходимо иметь в виду, что при сходстве морфологических и физиологических признаков последние могут иметь разную генетическую природу, о чем наглядно говорит само различие видов по числу хромосом.

Новые факты, вскрытые систематико-географическим исследованием, дают большой простор для интереснейшей работы по изучению сравнительной генетики видов.

РОДЫ AEGILOPS, SECALE, HAYNALDIA, AGROPYRUM

Чтобы покончить с родовым потенциалом пшеницы, необходимо иметь в виду, что в последние годы подверглись очень детальному исследованию не только культурные и дикие пшеницы, но и ближайшие к ним дикие родичи, с которыми они дают гибридов, прежде всего различные виды рода *Aegilops*. Мы имеем ныне две хорошие монографии проф. Жуковского (1928) и д-ра Эйга (Eig, 1929), дополненные превосходным цитологическим исследованием всех видов *Aegilops*, проведенным Сеняниновой-Корчагиной (1932). Так же подробно исследованы другие соседние роды, как рожь, *Haynaldia* и др. Подверглись исследованию, хотя еще далеко

Таблица 2

Параллелизм в наследственной изменчивости видов пшеницы [а]

Признаки	Подразделения	*T. vulgare* 2n = 42	*T. compactum* 2n = 42	*T. durum* [б] 2n = 28	*T. turgidum* [в] 2n = 28	*T. persicum* 2n = 28	*T. dicoccum* 2n = 28	*T. dicoccoides* 2n = 28	*T. monococcum* [г] 2n = 14
Остистость.	Остистый	+	+	+	+	+	+	+	+
	Коротко-остистый . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
	Inflatum	+	+		+		+		
	Безостый	+	+	+	+		+		
Плотность колоса.	Рыхлый	+	+	+	+	+	+	+	+
	Плотный	+	+	+	+	+	+	+	+
Форма колоса.	Булавовидная	+	+	+		+	+		+
	Обычная	+	+	+	+	+	+	+	+
Окраска зрелого колоса.	Белая или соломенно-желтая	+	+	+	+	+	+	+	+
	Красная	+	+	+	+	+	+	+	+
	Черная на белом фоне	+	+	+	+	+	+	+	+
	Черная на красном фоне	+	+	+	+	+	+	+	+
	Серо-дымчатая	+	+	+	+	+			
Опушенность чешуй.	Голые	+	+	+	+	+	+	+	+
	Опушенные	+	+	+	+	+	+	+	+
Восковой налет на колосе.	Имеется	+	+	+	+	+	+		
	Отсутствует	+	+	+				+	+
Окраска края колосковой чешуи.	С черной каймой . . .	+	+	+	+	+	+		
	Без черной каймы . .	+	+	+	+	+	+	+	+
Характер колосковой чешуи.	Мягкая (*Tenerum*) . . .	+	+	+	+	+	+	+	
	Жесткая (*Rigidum*) . .	+	+	+	+		+	+	+
Форма килевого зубца.	Острый	+	+	+	+	+	+	+	+
	Тупой	+	+	+	+		+	+	+
Окраска килевого зубца.	Черный	+	+	+	+		+		
	Цвета чешуи	+	+	+	+	+	+	+	+
Характер остей.	Грубые	+	+	+	+		+	+	+
	Мягкие	+	+	+	+	+	+	+	+
Окраска остей.	Белая	+	+	+	+	+	+	+	+
	Красная	+	+	+	+	+	+	+	+
	Черная	+	+	+	+	+	+	+	+
	Только зубчики окрашены в черный цвет	+		+	+				

[а] В таблицу взяты преимущественно «качественные» признаки; все количественные признаки, как правило, обнаруживают также параллелизм.

[б] Включая subsp. *expansum* Vav. и subsp. *abyssinicum* Vav.

[в] Включая subsp. *abyssinicum* Vav. и subsp. *mediterraneum* Flaksb.

[г] Включая *T. aegilopoides* Balan.

Таблица 2 (*продолжение*)

Признаки	Подразделения	*T. vulgare* 2 n = 42	*T. compactum* 2 n = 42	*T. durum*[б] 2 n = 28	*T. turgidum*[в] 2 n = 28	*T. persicum* 2 n = 28	*T. dicoccum* 2 n = 28	*T. dicoccoides* 2 n = 28	*T. monococcum*[г] 2 n = 14
Зазубренность остей.	Зазубренные	+	+	+	+		+	+	+
	Гладкие			+	+				
Ость на колосковой чешуе (зубец *aristiformae*).	Имеется	+	+	+	+	+			
	Отсутствует	+	+	+	+		+	+	+
Ветвистость колосового стержня.	Простой	+	+	+	+	+	+	+	+
	Ветвистый	+			+		+		
Опушение колосового стержня.	Сильное	+	+	+	+	+	+	+	+
	Слабое	+	+	+	+	+	+	+	
Окраска пыльников.	Желтая	+	+	+	+	+	+	+	+
	Фиолетовая	+	+	+	+		+	+	
Окраска зерна	Белая	+	+	+	+	+	+		+
	Красная	+	+	+	+	+	+	+	+
	Фиолетовая			+	+				
	Зеленая	+							+
Форма зерна.	Округлое	+	+	+	+	+	+		
	Угловатое	+	+	+	+	+	+	+	+
Консистенция зерна.	Стекловидное	+	+	+	+	+	+	+	+
	Мучнистое.	+	+		+		+		
	Восковидное			+	+				
Наличие язычка.	С язычком *ligulatum* .	+	+	+	+	+	+	+	+
	Без язычка *eligulatum*	+	+	+					
Опушение всходов.	Голые	+	+	+	+	+	+	+	+
	Коротко опушенные . .	+	+	+	+		+	+	+
	Бархатистые	+		+	+	+	+	+	+
	Реснитчатые	+		+				+	+
Опушение листового влагалища	Голое	+	+	+	+	+		+	+
	Коротко опушенное . .	+	+	+	+	+		+	+
	Бархатистое	+	+	+	+	+	+	+	+
	Реснитчатое	+	+	+				+	+
Опушение края листового влагалища.	Без ресничек	+	+	+	+	+	+	+	+
	С ресничками	+	+	+	+	+		+	+
Окраска стеблей до созревания.	Зеленая	+	+	+	+	+	+	+	+
	Фиолетовая	+	+	+	+	+	+	+	
Окраска стеблей после созревания.	Желтая	+	+	+	+	+	+	+	+
	Фиолетовая	+		+	+			+	
Образ жизни (в определенных условиях).	Яровой	+	+	+	+	+	+	+	+
	Озимый	+	+	+	+		+	+	+

не достаточному, также виды *Agropyrum*. Открыт ряд новых видов *Aegilops*, *Secale*, изучен их внутривидовой потенциал. Обнаружено множество параллелизмов в наследственной изменчивости видов пшеницы и других ближайших родов. Ни одна группа растений не подверглась такому тщательному исследованию, как пшеницы и близкие к ним роды. Для изучения эволюционного процесса в широком масштабе эта группа открывает исключительные возможности.

ВЫБОР ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ

Приступая к селекции пшеницы, селекционер должен учитывать огромный потенциал 28- и 42-хромосомных групп пшеницы, среди которых имеются ценнейшие гены, необходимые для построения идеального типа пшеницы. Конечно, в современном понимании признак не равнозначен гену или нескольким генам. Признаки практически мы понимаем всегда связанными с определенными условиями их выявления; признак есть итоговый результат развития; однако в значительной мере можно руководствоваться распределением признаков в природе, знанием географии ценных признаков, чтобы уметь привлекать их для селекционных целей.

Так, по группе т в е р д ы х п ш е н и ц систематико-географические и физиологические исследования выявили исключительную ценность пшениц Сирии и Палестины, характеризующихся округлым зерном, высоким качеством зерна, скороспелостью, сравнительно низким ростом, удобным для уборки комбайном, прочной, неполегающей соломой, гладкоостостью, быстрым темпом развития в первый период роста, зноевыносливостью в период созревания, устойчивостью к почвенной засухе. Этот тип пшениц по испытаниям оказался подходящим для условий поливной и неполивной культуры Азербайджана и ныне входит в широкую культуру в этом районе.

На острове Кипр обнаружены ранние формы с низкой соломой, с продуктивным колосом. Эта группа, по-видимому, обладает устойчивостью к поражению личинками шведской мухи. Малоазийские твердые пшеницы характеризуются скороспелостью у нас в условиях Северного Кавказа и Украины, устойчивостью к фузариозу, крупным зерном. Египет характеризуется ранними твердыми пшеницами, низкорослыми, с прочной соломой. Твердые пшеницы Испании, а также всей Северной Африки характеризуются высокой продуктивностью, кустистостью, облиственностью, крупностью зерна, позднеспелостью, устойчивостью к ржавчине.

Твердые пшеницы горной Аравии (Иемен) отличаются рекордной скороспелостью, низким ростом в разных условиях СССР.

Иран и Закавказье, по испытаниям образцов пшеницы в условиях Северного Кавказа и Украины, включают озимые твердые пшеницы с высокой соломой, большой продуктивностью, крупным зерном.

Абиссиния включает оригинальные безостые скороспелые твердые пшеницы, реагирующие на укороченный день. *T. persicum* и *T. timopheevii* обладают, как уже указывалось выше, исключительным иммунитетом к заболеваниям. Все английские пшеницы, сосредоточенные главным образом в южной Европе (средиземноморский подвид), характеризуются исключительной продуктивностью и позднеспелостью в обычных условиях культуры. Это пшеницы, как бы несущие гены продуктивности.

По мягким пшеницам большой интерес представляет потенциал генов Афганистана. Афганским пшеницам свойственна неосыпаемость, зноевыносливость, скороспелость в условиях Средней Азии. Высокогорные озимые формы Афганистана отличаются холодостойкостью. Индийские мягкие пшеницы отличаются скороспелостью, стекловидностью зерна, низкой прочной соломой, неосыпаемостью; в наших обычных условиях засухоустойчивы. Китайские и японские мягкие пшеницы отличаются скороспелостью, низкой соломой.

Малоазийские мягкие пшеницы, преимущественно яровые, отличаются безостостью, неосыпаемостью (при легком обмолоте) и сравнительной скороспелостью. Скандинавские мягкие пшеницы отличаются высокой продуктивностью, культурностью колоса, прочной соломой, устойчивостью против осыпания, холодостойкостью, влаголюбивостью, иммунитетом против болезней.

Австралийские, так же как и южноафриканские, селекционные пшеницы отличаются скороспелостью, засухоустойчивостью, прочной соломой, продуктивностью колоса, устойчивостью к заболеваниям.

Аргентинские селекционные сорта выделяются устойчивостью к желтой ржавчине, продуктивностью, крупностью зерна, скороспелостью, пригодностью для уборки комбайном.

Многие селекционные сорта пшеницы США и Канады отличаются скороспелостью, иммунитетом к заболеваниям, прекрасным зерном.

Вопрос об исходном материале определяется в значительной мере районом или областью, где развертывается селекционная работа. Так, например, в Средней Азии или в Закавказье местный ассортимент пшениц настолько богат и разнообразен в своих популяциях, что, естественно, первейшей задачей должно быть изучение местного материала, выделение из него наиболее ценных форм и их размножение.

Несомненно, и в пределах европейской части Советского Союза местный материал должен быть основой для селекционной работы, как это имело фактически место в начале селекции пшеницы. Для коренного

улучшения пшениц огромное и решающее значение имеет планомерное использование мирового разнообразия пшеницы. Как показывает непосредственная практика, успехи культуры пшеницы в ряде новых стран, как США, Канада, обусловливаются главным образом привлечением пшениц из нашей страны. Ряд селекционных стандартов озимой пшеницы в США до сих пор представлен нашими обычными местными украинскими и крымскими сортами. Завезенные русскими менонитами при переселении в США сорта озимой пшеницы ныне составляют основу этой культуры в Северной Америке. Из мировой коллекции пшениц, собранных Институтом растениеводства, выделен ряд сирийских, палестинских и североафриканских форм, превышающих по продуктивности и по другим ценным качествам (круглое зерно, прочная низкая солома, пригодность для механизированной уборки) лучшие местные сорта в условиях Азербайджана и юго-восточной Украины.

Хотя пшеница в общем является растением, в своем ассортименте сравнительно специализованным, тем не менее в многообразии экологических типов наблюдается и значительная экологическая пластичность. Так, например, саратовская пшеница Лютесценс 062 оказалась пригодной для Амурской области, как ни различны условия Нижнего Поволжья и Приамурья. Яровая пшеница Цезиум 0111 идет вполне удовлетворительно широкой полосой между 51° с. ш. и 57° с. ш. от Польши до Тихого океана. Озимые карпатские банатки, из которых выведены Московская 2411, Ивановская, Дюрабль, идут широко по всей нечерноземной полосе. Это обстоятельство облегчает переброску сортов из одного района в другой. Ряд канадских сортов, как Гарнет, Престон, являются несомненно ценными для наших северных районов.

Австралийский сорт яровой пшеницы Аврора, выведенный селекционером Фаррером, по данным сортоиспытания на ряде участков в Ленинградской области, не уступает Новинке, лучшему нашему селекционному сорту. Некоторые из вывезенных нами из Аргентины лучших сортов селекции д-ра Клейна, широко возделываемых там, оказались на ряде участков в Ленинградской области в течение двух лет (1933—1934) значительно превосходящими Новинку и по величине урожая, и по качеству зерна. Кроме того, они характеризуются устойчивостью к заболеваниям и неосыпаемостью. Двухлетние данные показали возможность выделения из аргентинских сортов яровой пшеницы форм, не уступающих в некоторых районах рекомендуемому основному сорту Ленинградской области — Новинке. Эти факты показывают, как широко надо подходить к привлечению исходного материала даже для практического сортоиспытания. Основной коллекционный питомник селекционной станции должен включить как разнообразие ботанических и экологических типов, так, по возможности, и все селекционные мировые и наши отечественные стандарты.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГРУППИРОВКА ПШЕНИЦ

Для целей селекции вопросы экологической классификации сортов особенно важны. Итальянский ученый Джироламо Ацци первый выдвинул со всей отчетливостью идею экологической классификации пшениц. Его работы по экологии пшеницы, в особенности замечательная работа по экологии пшеницы Италии, могут служить образцом такого рода исследований. В исследованиях Ацци удачно сочетались три момента: знание задач селекции, мирового ассортимента пшеницы и агрометеорологии. Он вводит в характеристику сортов в географическом разрезе такие селекционные свойства, как качество, устойчивость к болезням, к зною, холоду, суховеям, избытку осадков и другим неблагоприятным факторам. В обширной монографии «Климат пшениц мира» Ацци сделал смелую попытку экологической классификации пшениц всего мира. Несмотря на крупные недочеты этой работы, она несомненно заслуживает внимания в методологическом отношении. Работа Ацци нашла своих последователей. Интересная работа недавно опубликована Пападакисом по пшеницам Греции. Им сделаны критические замечания к фундаментальному труду Ацци ([3]).

Весьма существенны экологически сортовые различия по отношению к температуре как в смысле реагирования на яровизацию, так и в смысле устойчивости к низким и высоким температурам в различные периоды роста. Среднеазиатские пшеницы, например, созревают только при высокой температуре, северные русские сорта довольствуются низкой температурой.

Сорта пшеницы резко различаются по реакции на длину светового дня. У многих северных форм пшениц Западной Европы и СССР короткий день юга замедляет наступление фазы колошения. Северный длинный день ускоряет прохождение этой фазы. Многие среднеазиатские, иранские сорта мало отзывчивы на изменение длины дня.

Резкие сортовые отличия констатированы у пшениц по отношению к влаге. Северные формы влаголюбивы в течение всего периода вегетации. Среднеазиатские сорта влаголюбивы в первый период роста и сравнительно весьма засухоустойчивы после выхода в трубку (Е. Ф. Пальмова).

Сорта различаются резко по ритму развития весной. Многие западноевропейские формы в наших условиях развиваются медленно в начале весны. Северные сорта Сибири и европейской части СССР развиваются значительно быстрее, среднеазиатские отличаются исключительно быстрым ростом.

К экологическим признакам надо отнести сортовые различия в стадиях развития, определяющие образ жизни в данных условиях: яровой или озимый цикл, скороспелость и позднеспелость. К экологическим призна-

кам обычно относятся также мощность растений в смысле листвы, стеблей и колосьев и самая продуктивность. Различают типы «интенсивной» и «экстенсивной» культуры.

Ацци придает большое значение как экологическому признаку устойчивости к заболеваниям, связанным с условиями среды.

Даже такие признаки, как окраска колоса, по-видимому, не безразличны экологически, ибо на крайний север идут почти исключительно яровые краснОколосые формы, на юге же сосредоточены больше белоколосые пшеницы.

Виды пшениц довольно резко разграничены экологически в соответствии с их основными ареалами развития. Твердые пшеницы (subsp. *expansum*) свойственны теплому степному климату с влажной весной. Являясь достаточно зноевыносливой в период созревания, в ранний его период, твердая пшеница переносит низкие температуры и обычно в средиземноморских странах высевается с осени. *T. turgidum* subsp. *mediterraneum* требователен к влаге и является в основном типом приморского увлажненного климата. Короткий световой день ускоряет колошение *T. turgidum* более, чем у *T. durum*. Как вид *T. vulgare* поразительно универсален и является космополитом. *T. persicum* устойчив к низким температурам как в начале роста, так и в период созревания.

Немецкие исследователи ныне классифицируют весь германский ассортимент на пять типов. Так, Бреккер в новейшей «Энциклопедии сельского хозяйства», в томе «Pflanzenbau», делит все пшеницы на пять типов. К первому относятся г и г р о ф и т ы — сорта, произрастающие в условиях большой влажности, требовательные к теплу и исключительно отзывчивые на удобрения. Сюда принадлежат типичные скверхеды, как Голландская Вильгельмина, свалёфский экстраскверхед, группа Dickkopfweizen, выведенная из английских скверхедов.

Ко второму типу относятся г и г р о м е з о ф и т ы, характеризующиеся высокой продуктивностью. Этот тип близок к предыдущему.

Третий тип, наиболее распространенный в Германии, — м е з о ф и т ы. Он также характеризуется сравнительной продуктивностью. От предыдущего отличается заметной устойчивостью, даже в неблагоприятные годы. Третий тип подразделяется на три группы: п е р в а я — идущая на богатых глинистых почвах, в т о р а я — на более легких почвах и т р е т ь я — на почвах, близких к песчаным. Большинство типичных германских пшениц относится именно к этому третьему типу. Таковы сорта: Rimpau, Frühere Bastard, Kriwener 104, Cimbal, Silvester.

Четвертый тип — м е з о к с е р о ф и т ы. Это наименее требовательные пшеницы, идущие на почвах, уже близких к ржаным.

И, наконец, пятый тип — к с е р о ф и л ь н ы е п ш е н и ц ы, пригодные для сухого климата. Сюда относятся различные сорта банаток, твердые пшеницы, полбы, эммеры, однозернянки. В Германии большая часть пше-

ниц является озимыми, к которым и относится приведенная классификация. Соответственным образом также делятся яровые пшеницы.

Исследование огромного мирового ассортимента, проведенное Институтом растениеводства, позволяет наметить схематично основные экологические группы для пшениц. Е. Ф. Пальмовой предложены следующие четыре основных экотипа для мягких пшениц Старого Света:

1) тип влажного климата,
2) тип степной,
3) тип пустынной и полупустынной зоны низин,
4) тип поливных высокогорных пшениц.

В первом типе пшениц влажного климата* выделяются следующие эколого-географические группы сортов:

1. Западноевропейская группа озимых пшениц. Отличается мощным развитием, большой кустистостью, облиственностью, крупным колосом; зерно крупное, мучнистое; продуктивность высокая; потребность в тепле ниже, чем у других типов, и, наоборот, в особенности высока в отношении продолжительности освещения. Все сорта отличаются повышенной требовательностью к воздушной и почвенной влаге, к удобрению и к обработке почвы. Таковы шведские, голландские, датские, английские и бельгийские сорта.

2. Средиземноморская группа озимых сортов. Отличается от предыдущей группы меньшей зимостойкостью, большей требовательностью к теплу. Среди нее встречаются также полуозимые формы. Сюда относятся многие сорта Франции, Алжира, Италии, Балканского полуострова.

3. Центральноевропейская группа. Представлена озимыми сортами, менее требовательными ко всем жизненным условиям по сравнению с предыдущими двумя группами, соответствует сравнительно экстенсивной культуре. Сравнительно зимостойки и засухоустойчивы. Сюда относятся многие польские, местные германские, литовские, эстонские, а также северо-западные русские озимые пшеницы (например, Костромка) и пшеницы северо-западной Украины, как например Высоколитовская.

4. Пшеницы Восточной Азии (Японии, Восточного Китая, Кореи). Преимущественно озимые или полуозимые, весьма скороспелые, требовательные к теплу, низкорослые, с желтовато-зеленой окраской листа, с мелким зерном. Специфическая продуктивная группа, весьма ценная для гибридизации с европейскими сортами. Она использована Стрампелли для создания известного итальянского сорта Ardito.

---

* Приводимая экологическая классификация в основном составлена Е. Ф. Пальмовой. В нее мы внесли ряд исправлений географо-терминологического порядка, а также ряд изменений на основе личных наблюдений. (См.: Пальмова, 1935).

5. Яровые пшеницы влажного климата. Сюда относятся такие сорта, как Кольбен и Аврора, Blue Dame в Швеции и Германии, Тамм и Дускеа в Финляндии. Они сравнительно требовательны к теплу. Средние и позднеспелые сорта.

6. Северные яровые скороспелки. Сюда относятся северные русские сорта как европейской части Советского Союза, так и Восточной Сибири. Это наименее требовательные к теплу пшеницы, отличающиеся мелким зерном и сравнительно малой облиственностью, а также тонкой соломой. Сюда относится, например, *T. vulgare* var. *ferrugineum sibiricum* Flaksb., а также var. *erythrospermum irkutianum* Pissar.

Общим свойством для пшениц влажного типа является большая требовательность к влаге и продолжительности светового дня.

Степной тип представлен как озимыми, так и яровыми пшеницами. В СССР этот тип является преобладающим. Озимые сорта его заняли степные области европейской части страны, яровые продвинулись преимущественно к востоку и северо-востоку. Этот тип отличается явными чертами ксерофильности, тонкой соломой, средней кустистостью, сравнительно с предыдущим типом — мелкой листвой. Озимые пшеницы степного типа являются скороспелыми, весной рано пробуждающимися к жизни. При малом снежном покрове более зимостойки, чем пшеницы влажного климата. Типичными представителями этого типа являются Крымки и Банатки. Из селекционных советских сортов сюда относятся Украинка, Кооператорка, Степнячка, Седоуска, Крымка, Канред (США), Минхарди (США), Минтурки (США).

К яровым сортам степного типа относятся Полтавка, Лютесценс 062 Саратовской станции, озимые Hostianum Саратовской станции, Новокрымка, яровые — Русак, Леда, Престон, Гарнет, Маркиз, Florence (Ю. Африка), ряд малоазийских пшениц. Яровые «степнячки» занимают широкий ареал и обладают большой пластичностью. В СССР этот тип занимает господствующее положение в Западной Сибири, в степях Заволжья и Урала и доходит до нагорий Закавказья. Озимые формы распространены в Крыму, на Украине, на Северном Кавказе, в Киргизстане. В Западной Европе «степнячки» распространены главным образом в центральной Испании, Португалии, Румынии, Венгрии, Чехословакии, Югославии; широко распространены также на севере Соединенных Штатов Америки яровые формы, в особенности в Северной и Южной Дакоте, в Канаде, озимые формы в Канзасе и Небраске. «Степнячки» сравнительно стойки к весенней засухе. В целом как озимые, так и яровые «степнячки» являются светолюбивыми, замедляя к югу фазу колошения.

Тип пшениц полупустынь и пустынь возделывается как при поливе, так и на богаре; широко распространен в Средней Азии, Индии, Афганистане, Западном Китае и в Северной Африке. Этот тип отличается средним или низким ростом, сравнительно прочной соломой, гру-

бой кожистой листвой, наличием воскового налета на стеблях и листьях; колос грубый, зерно неосыпающееся, трудно обмолачиваемое, ости грубые, часто ломкие (тип *rigidum*); представлен как озимыми, так и яровыми сортами.

Все пшеницы этого типа отличаются большой скороспелостью, быстрым темпом развития в первый период жизни. Проявляя в первой половине жизни сравнительное влаголюбие, этот тип, благодаря скороспелости, дает урожаи в Заволжье даже в сухие годы.

Среди этого типа несколько выделяются индийские формы, отличаясь менее грубым колосом. Пшеницы Индии чрезвычайно скороспелые. Многие из них отличаются прекрасным зерном. По сравнительной пластичности, по жаровыносливости и раннеспелости пшеницы Индии заслуживают особенного внимания. Индийские пшеницы представлены в основном яровыми формами.

Тип поливных высокогорных пшениц особенно хорошо представлен в высокогорной Средней Азии, на Памире, в высокогорном Афганистане, в Кашгарии и Монголии. Этот тип отличается сравнительно значительной облиственностью; влаголюбив. В условиях европейской части СССР — чрезвычайно восприимчив к грибным заболеваниям, а также без полива страдает от засухи.

Своеобразные экологические условия засушливых высокогорных районов Центральной Азии выработали оригинальные типы, мало подходящие для низменных северных районов, где эти пшеницы обычно сильно страдают от грибных заболеваний.

Кроме перечисленных четырех типов, можно выделять дополнительно промежуточные типы, как бы занимающие промежуточное положение между первым типом влажного климата и вторым, степным типом. В Австралии, Аргентине и южной Африке в последние десятилетия выработаны своеобразные типы, не укладывающиеся в приведенную схему. Мягкие яровые пшеницы Австралии и Южной Африки, полученные путем гибридизации крайних экологических типов, отличаются скороспелостью, прочной соломой, крупным зерном и требовательностью к влаге в ранние периоды и сравнительно засухоустойчивы во второй период роста. Аргентинские пшеницы отличаются неосыпаемостью, пригодностью для уборки комбайном, широко распространенным в этой стране, влаголюбивы и характеризуются крупным хорошим зерном. В наших условиях они ведут себя как яровые, и некоторые из них, по-видимому, пойдут у нас на севере.

Вышеприведенная экологическая классификация относится к мягким пшеницам.

Твердые пшеницы занимают ареал значительно более ограниченный, главным образом возделываются у нас в Западной Сибири, на Северном Кавказе, за границей по берегам Средиземного моря и в сравни-

тельно небольшом количестве в пределах северных районов США и в южной степной Канаде. Основной областью распространения твердых пшениц является степная зона. Твердые пшеницы являются преимущественно культурой каштановых почв и жарких, сравнительно сухих областей. На основании комплекса морфологических, экологических и географических признаков нами в монографии «Пшеницы Абиссинии» (1931) твердые пшеницы (*T. durum* Desf. sensu lato) разделены на два подвида:

1. *T. durum abyssinicum* Vav. Основной ареал — горная Абиссиния и Эритрея. Это горный тип твердой пшеницы. Характеризуется большим числом сосудисто-волокнистых пучков в колеоптиле (4—6), наличием большого числа эндемичных форм, как фиолетовозерные расы с удлиненными остевидными заострениями на колосковых чешуях, наличием безостых и полуостистых форм, наличием форм с окрашенными антоцианом (фиолетовыми) всходами. Этот подвид в целом характеризуется низкорослостью, мелкоколосостью, облиственностью, скороспелостью, влаголюбивостью, относительной восприимчивостью к листовым ржавчинам, малой потребностью в тепле. Листва его в отличие от других твердых пшениц покрыта волосками; колос по внешнему виду несколько напоминает мягкую пшеницу. Абиссинские твердые пшеницы исключительно яровые. Продуктивность невысокая. Наибольшей скороспелостью отличаются твердые пшеницы Аравии, относящиеся к *T. durum abyssinicum*. В этом отношении они занимают первое место среди всех известных нам пшениц. В этом подвиде проявляется огромный полиморфизм в признаках колоса и зерна.

2. *T. durum expansum* Vav. Основной ареал — Средиземноморские страны, юго-восток европейской части СССР и Западная Сибирь. Отличается от абиссинских твердых пшениц крупным колосом, длинными остями, крупным зерном, толстой высокой соломой, мощным развитием, сравнительной позднеспелостью, требовательностью к теплу, гладкими листьями и в целом устойчивостью к бурой и желтой ржавчинам, мучнистой росе и отчасти стеблевой ржавчине.

Последний подвид подразделен на следующие секции:

а) *africana* Vav. с плотным колосом, с длинными остями; устойчив к ржавчине; основной ареал: Марокко, Алжир, Тунис;

б) *mediterranea* Vav. включает формы средней плотноколосости; сравнительно позднеспелые крупнозерные формы, трудно обмолачиваемые; географически эта секция приурочена к Северной Африке, Триполитании, южной Италии, южной Испании, Сирии, Палестине, южным Балканам и частично к Египту; широко распространен во всем Средиземноморье; для нормального урожая этот тип твердых пшениц требует достаточного увлажнения в первый период роста; пшеницы этого типа в средиземноморских странах обычно высеваются с осени;

в) *europaea* Vav. наиболее распространен в настоящее время в Европе, Малой Азии, в Западной Сибири, в США и в Канаде; сюда относятся наши: Гарновки, Белотурки, Кубанки; в отличие от предыдущих секций *T. durum expansum europaeum* является сравнительно рыхлоколосой, более ранней; от *mediterranea* отличается меньшим ростом, меньшей облиственностью, более мелким колосом и зерном; менее требователен к теплу. Формы исключительно яровые.

Кроме того, в подвиде *T. durum expansum* мы выделяем 4 географические группы форм:

а) сирийско-палестинскую (хоранскую) с плотным колосом (около 4 колосков на 1 см), с короткими остями, округлым стекловидным зерном, низкорослую; эта группа в селекционном смысле заслуживает особого внимания, ибо пригодна для комбайна, не полегает, урожайна (в условиях Азербайджана) и характеризуется прекрасным зерном; распространена, кроме Сирии и Палестины, в Трансиордании, в Египте и Малой Азии; экологически в своем основном ареале приурочена к полупустыне; возделывается в большом количестве в Трансиордании и Сирии на неполивных землях; отличается низкорослостью, скороспелостью, узким листом, большой засухоустойчивостью, быстрым темпом развития; высевается в Сирии обыкновенно поздней осенью, под зиму, когда проходят дожди. Влаголюбива в ранний период жизни; это как бы ответвление от секции *africana* Vav.;

б) твердые пшеницы Египта отличаются большой скороспелостью, низкорослостью, восприимчивостью к желтой и бурой ржавчинам; от предыдущей отличаются грубоколосостью, грубыми твердыми остями, а также грубым и коротким опушением листвы; они как бы связывают *T. durum abyssinicum* с *T. durum expansum*;

в) безлигульные твердые пшеницы Кипра и близкие к ним лигульные твердые пшеницы островов Средиземноморья; отличаются мелким колосом; примыкают к *T. durum europaeum* Vav.

3. Твердые пшеницы Закавказья, характеризующиеся озимым и полуозимым образом жизни при высеве в пределах Северного Кавказа и Украины. Хорошо яровизуются, резко ускоряя развитие. Этот тип отличается высокорослостью, облиственностью, крупным колосом, большой продуктивностью, напоминая в этом отношении *T. turgidum*. К этому же типу относятся некоторые формы пшениц центральной и восточной частей Малой Азии и Северной Африки.

T. turgidum экологически в своем подвиде subsp. *mediterraneum* приурочен к прибрежным странам, расположенным вдоль Средиземного моря. Этот подвид характеризуется мощным развитием, облиственностью, требовательностью к удобрению, к обработке. Формы или озимые, или полуозимые; влаголюбив. Вегетационный период длинный как при осеннем,

так и при весеннем посевах. Сюда относятся наиболее поздние формы пшеницы. Зимостойкость слабая.

По-видимому, в световой стадии все формы этого подвида благоприятно реагируют на короткий световой день.

От средиземноморского подвида резко отличается абиссинский подвид (*T. turgidum* subsp. *abyssinicum*), представленный исключительно яровыми раннеспелыми формами. Экологически неотличим от *T. durum abyssinicum*.

T. dicoccum повторяет экологическую классификацию мягких пшениц, в нем выделяются четыре типа.

Первый тип влажного климата, куда относятся позднеспелые эммеры Германии и Испании. Второй тип степной, куда относятся эммеры РСФСР и Закавказья. Третий тип полупустынь, свойственный Аравии и Индии, и четвертый — высокогорный тип, свойственный Абиссинии, отличающийся требовательностью к влаге и по экологическому облику неотличимый от *T. durum abyssinicum*.

Карликовые пшеницы — *T. compactum* по экологической дифференциации напоминают *T. vulgare*. Выделяются: а) западноевропейский влаголюбивый тип, б) горнокавказский с малой требовательностью к теплу в период созревания и устойчивостью к весенним понижениям температуры и малой требовательностью к почвенным и агрикультурным условиям. Третий тип приурочен к горной пустыне (Памир, Монголия). Четвертый тип афганских карликовых пшениц отличается оригинальным, трудно обмолачиваемым колосом с крупным зерном; приурочен к высокогорным районам.

T. spelta отличается нетребовательностью к почве и агрикультуре, влаголюбив; имеются как озимые, так и яровые формы.

T. sphaerococcum отличается зноевыносливостью, низким ростом, кожистой листвой.

T. vulgare compositum Tum. (*T. vavilovianum* Jakubz.) — обладает чертами крайней ксерофильности; для него характерны малая облиственность, кожистая листва, сильный восковой налет. Формы озимые, поздние. Зерно мучнистое.

T. macha отличается влаголюбивостью, большой листовой массой; формы озимые.

T. persicum представлен яровыми формами. Экологически характеризуется способностью произрастать при низких температурах. Среди 28-хромосомной группы пшениц отличается наименьшей потребностью в тепле, являясь высокогорной пшеницей умеренного пояса. Мирится с повышенной влажностью в период созревания. Зноевыносливость слабая. Обладает иммунитетом к стеблевой, бурой и желтой ржавчинам и мучнистой росе. Малая потребность в тепле, а также иммунитет делают этот вид исключительно ценным для целей селекции на севере.

T. timopheevii крайне нетребователен ко всем условиям произрастания и в особенности устойчив к поражению грибными заболеваниями. Формы яровые, сравнительно позднеспелые.

T. monococcum в целом характеризуется, как степной тип, крайней неприхотливостью. Все формы сравнительно позднеспелые. Ценнейшим свойством его является иммунность к грибным заболеваниям.

Дикие пшеницы *T. dicoccoides* и *T. aegylopoides* отличаются нетребовательностью к условиям произрастания, ксерофильностью, преимущественно озимые. Среди *T. dicoccoides* изредка встречаются и яровые расы.

Дополнение основной ботанической классификации экологической группировкой особенно существенно для селекции, поскольку селекционеру приходится подбирать формы для определенного сочетания факторов тепла, света и влаги. В дальнейшем физиологическое исследование должно дать более точные методы для разграничения типов пшениц, в особенности с учетом сортовых различий по стадиям развития. Будущая систематика должна быть в основе физиологической.

ЯРОВИЗАЦИЯ ПШЕНИЦЫ

Экологическая группировка подводит нас к вопросам, связанным с учением о стадийности, яровизацией, разработанным Т. Д. Лысенко. Яровизация открыла новые горизонты в использовании мировых ассортиментов пшеницы. Опыты, проведенные в 1932, 1933 и 1934 гг. в различных районах СССР — от Одессы, Кубани до Полярного круга, до Хибин, — обнаружили отчетливо положительную реакцию пшениц на яровизацию. Исследованию подверглась в основном вся мировая коллекция пшениц. Различные сорта требуют разной влажности посевного материала во время яровизации, различной температуры и разного времени яровизации. Почти все озимые формы, содержавшиеся при низкой температуре, от 0 до 5°, в течение 35—60 дней превращались в яровые. Полуозимые формы яровизируются между 5 и 10° в течение примерно 25—30 дней и становятся также сравнительно ранними яровыми в обычных условиях европейской части СССР. Для ускорения роста яровых форм необходима яровизация в течение меньшего числа дней, но при более повышенной температуре. В общем для мягких яровых раннеспелых форм яровизация применяется в течение 5—10 дней при температуре от +10, +12°, для твердых пшениц (типа гарновок) 10—14 дней при температуре +2, +5°. На 100 кг зерна в зависимости от сорта дается от 31 (ранние яровые) до 37 кг (для озимых) воды.

Особенно сильно реагируют на яровизацию из яровых средиземноморские формы, закавказские позднеспелые твердые пшеницы и несколько менее — абиссинские формы. Озимые пшеницы южных районов, не мо-

гущие произрастать в обычных условиях средней и северной частей Советского Союза, при яровизации вполне созревают здесь. Даже самые поздние пшеницы, как например английские *T. turgidum*, отличающиеся большой продуктивностью, после яровизации вызревают в условиях Юго-Востока и частично в Ленинграде (Детское Село), т. е. там, где они обычно не могут произрастать вследствие позднеспелости при посеве весной и малой зимостойкости при посеве осенью. Яровизация в применении к пшенице представляет исключительный интерес для селекции, ибо дает возможность селекционеру иметь даже в условиях севера в живом виде мировой ассортимент, включая малостойкие к зиме южные формы.

До недавнего времени селекция, так же как и генетика, разрабатывалась преимущественно в Западной Европе и Северной Америке, с их ограниченными тепловыми условиями, и фактически не могла использовать значительной части южного основного исходного материала. По существу европейский генетик и селекционер до недавнего времени имели дело с малой частью мирового потенциала пшеницы.

Яровизация важна не только как могучее средство для расширения возможностей селекционной и генетической работы, но также и для выделения из мирового ассортимента вполне готовых сортов, могущих в наших условиях конкурировать при применении яровизации с лучшими стандартными сортами. Яровизация вводит в круг селекционера весь мировой ассортимент пшеницы. Огромный, открытый в последние годы, видовой и сортовой потенциал пшеницы, включающий большое число ценнейших генов, приобретает еще большее значение в свете метода яровизации.

В дальнейшем увидим, что метод яровизации и все учение о стадийности в целом должны иметь большое значение в подборе родительских форм для целей гибридизации.

СРЕДА И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

(НЕНАСЛЕДУЕМАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ)

Рассмотренная выше экологическая группировка сортов пшеницы, так же как и учение о стадийности Т. Д. Лысенко, указывает определенно на огромную зависимость сортового фенотипа пшеницы от условий среды.

Наряду с генотипической изменчивостью приходится уделять не меньшее внимание воздействию факторов среды на индивидуальную изменчивость, которая может нередко подавить сортовые наследственные различия, сделать их незаметными. На многих признаках пшеницы

особенно наглядно можно видеть, как резко выявление наследственных сортовых различий определяется условиями среды.

Такие важные признаки, как вегетационный период, зимостойкость, засухоустойчивость, урожайность, кустистость, иммунитет к заболеваниям, качество зерна (стекловидность, мучнистость), химический состав, не только определяются сортовыми различиями, но то или другое их выявление зависит в огромной мере от соответствующих условий среды. Путем подбора определенных условий можно из зимостойкого в одних условиях сорта сделать сорт незимостойким. Закалка растений, как показывают исследования современной физиологии, может коренным образом изменить холодостойкость и засухоустойчивость пшеницы. Сухость воздуха и почвы, наличие в почве достаточного количества азота повышают содержание белка в зерне в одном и том же сорте в крайних вариантах в 2—3 раза. Позднеспелый сорт может после яровизации оказаться ранним. Один и тот же сорт может быть яровым и озимым в зависимости от определенных условий, в которых производится посев. Говоря об озимости или яровом образе жизни сорта пшеницы, так же как и о других качествах, как стекловидность, зимостойкость, засухоустойчивость, иммунитет к заболеваниям, постоянно надо иметь в виду конкретные условия среды (в особенности климатические).

Исследования акад. Лысенко показали, что, воздействуя на прорастающие семена путем подбора соответствующих факторов среды, можно сделать зерно совершенно стекловидным вместо обычного мучнистого зерна в нормальных условиях.

Все эти резкие изменения, вызываемые влиянием различных условий среды, у растения не наследуются. Но в решении вопроса об урожайности данного сорта и качестве зерна эта ненаследуемая изменчивость имеет решающее значение.

В течение своего развития от посева семян до созревания сорта пшеницы в разных стадиях по-разному относятся к условиям окружающей среды. Учение о стадийности в развитии достаточно ясно определило значимость сортовых различий в этом отношении как для селекции, так и для управления ненаследуемой изменчивостью. Сорта пшеницы на разных стадиях резко различаются по реагированию на внешние условия. Комплекс внешних условий, соответствующий одной стадии развития, может совершенно не подходить для прохождения другой стадии развития того же сорта.

Все учение об агротехнике и удобрении, по существу, имеет дело с ненаследуемой или индивидуальной изменчивостью как в смысле количества, так и качества урожая. Современная агрономия переходит все больше и больше от общего учения об агротехнике и удобрении к разработке сортовой агротехники, к установлению взаимоотношений между сортом и удобрением (см. главу «Сорт и удобрение»).

Необъятный простор и разнообразие условий нашей страны неизбежно приводят исследователя к географическому подходу в решении селекционных задач. Изменчивость одних и тех же растений, одних и тех же генотипов в зависимости от комплекса географических факторов проходит закономерно. Продолжительность освещения, изменение температуры, так же как и влажности, проходят закономерно на пространстве огромной территории. В 1923 г. Институтом растениеводства были организованы впервые так называемые географические опыты, которые охватили 115 пунктов от Хибин до Мервского оазиса в Туркменистане и от Литвы (Ковно) до Владивостока. Эти пункты располагались в тех местах, где имелись метеорологические станции. В эти географические опыты вошли 40 различных видов культурных растений и 185 различных сортов; особенно подробно была представлена пшеница, как озимыми, так и яровыми сортами, с охватом всех важнейших видов. Результаты урожая (семена, колосья и целые растения) подвергались подробному анализу. Эти опыты, проведенные в течение пяти лет и ныне проводимые в новой, еще более широкой серии сортов, обнаружили укорочение вегетационного периода у большинства сортов пшеницы по направлению к северу, с удлинением дня в период вегетации. В особенности эта закономерность проявляется в течение первых фаз вегетации, от всходов до колошения.

Высота растений увеличивается по направлению к северу и с поднятием в горные увлажненные районы. В общем, она определяется количеством осадков за вегетационный период. Кустистость зависит от более сложных причин.

Содержание белка в семенах пшеницы резко и закономерно варьирует на пространстве территории СССР. С другой стороны, эти же опыты показали, что некоторые сорта отличаются в этом отношении малой изменчивостью, как например персидская пшеница (*T. persicum*), отличающаяся необычайной стекловидностью и высоким процентом белка в разных условиях.

Географические опыты дали огромный материал для суждения об изменчивости морфологических признаков. Хотя обычные морфологические, расовые и разновидностные признаки и не являются абсолютно константными, а варьируют в пространстве и во времени, тем не менее географические опыты позволили выделить ряд признаков, сравнительно мало подверженных изменению. К числу таковых, как показали опыты, относятся: форма и величина чешуй и у большинства форм величина и характер зубца колосковых чешуй. Мало варьируют форма и даже размер зерна. Остистые и безостые формы удерживают, как правило, эти признаки в самых разнообразных условиях. Даже групповой иммунитет к бурой и желтой ржавчине оказался признаком весьма стойким на огромном протяжении СССР в самых различных условиях. Коэффициент

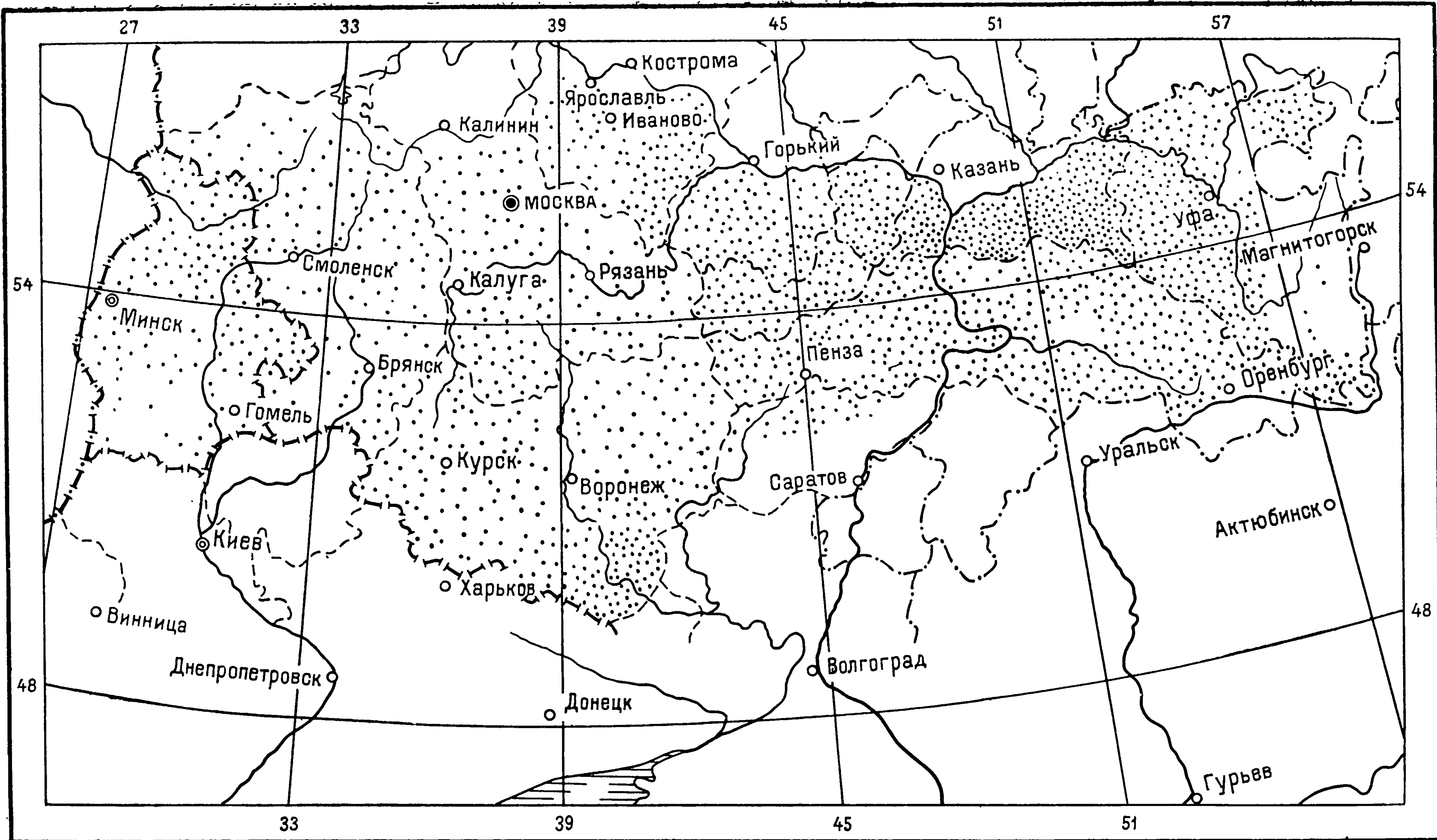


Рис. 21. Схема распределения посевов ярового сорта пшеницы Цезиум 0111 на 1937 г. в европейской части Советского Союза (2492.0 тыс. га). Каждая точка соответствует 1000 га. (Из «Районирования сортов зерновых культур», 1935 г.).

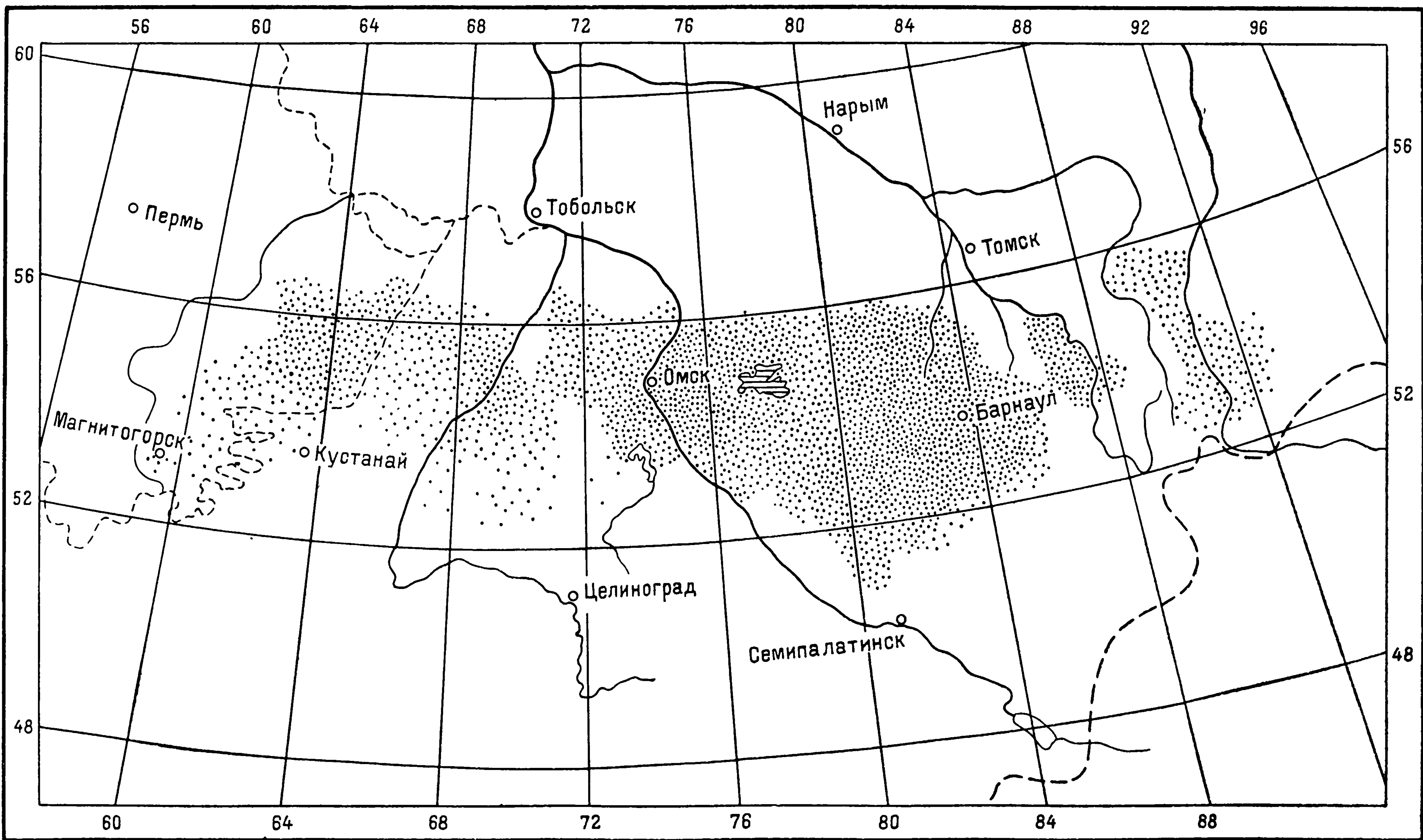


Рис. 22. Схема распределения посевов сорта Цезиум 0111 на 1937 г. в азиатской части Советского Союза (3977.0 тыс. га). Каждая точка соответствует 1000 га. (Из «Районирования сортов зерновых культур», 1935 г.).

изменчивости таких признаков, как высота растения, кустистость, длина листа, длина колоса, очень велик, поэтому в качестве критерия классификации эти признаки являются крайне ненадежными.

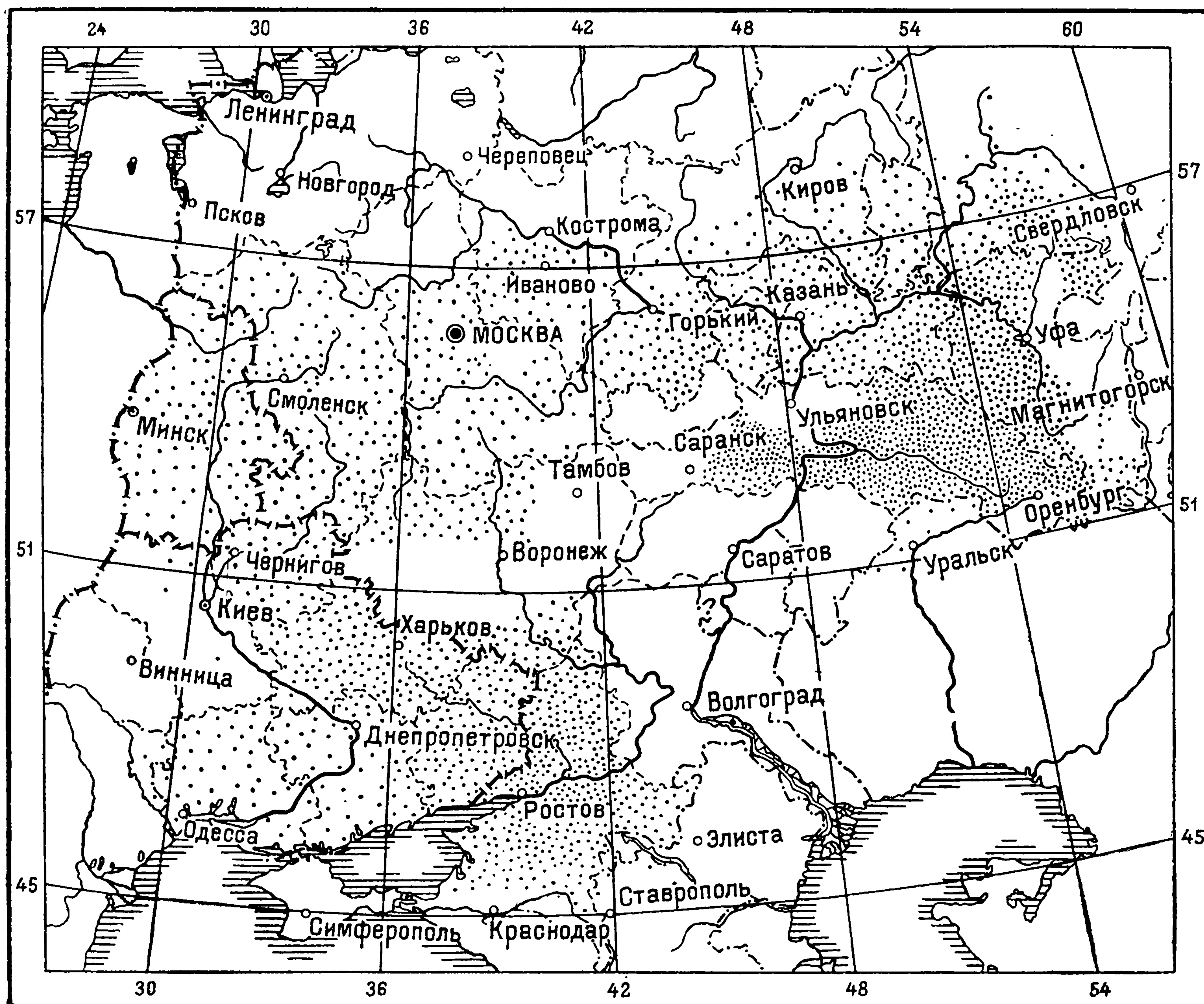


Рис. 23. Схема распределения посевов ярового сорта пшеницы Лютесценс 062 на 1937 г. в европейской части Советского Союза (3503.0 тыс. га).

Один и тот же признак может быть весьма устойчивым у одних рас и чрезвычайно изменчивым у других. Так, например, канзасская пшеница Black chaff чрезвычайно изменчива по окраске колоса: один год она дает черный колос, другой год — белый колос; иногда на одном растении в одном месте встречаются стебли с черными и белыми колосьями. Пигментация чешуй, как правило, усиливается к северу.

Данные Государственного сортоиспытания за 10 лет обнаружили факты первостепенного значения для селекции и географии пшеницы, особенно существенные для проведения государственных мероприятий по сортосмене и переброске сортов в годы недородов в отдельных местностях.

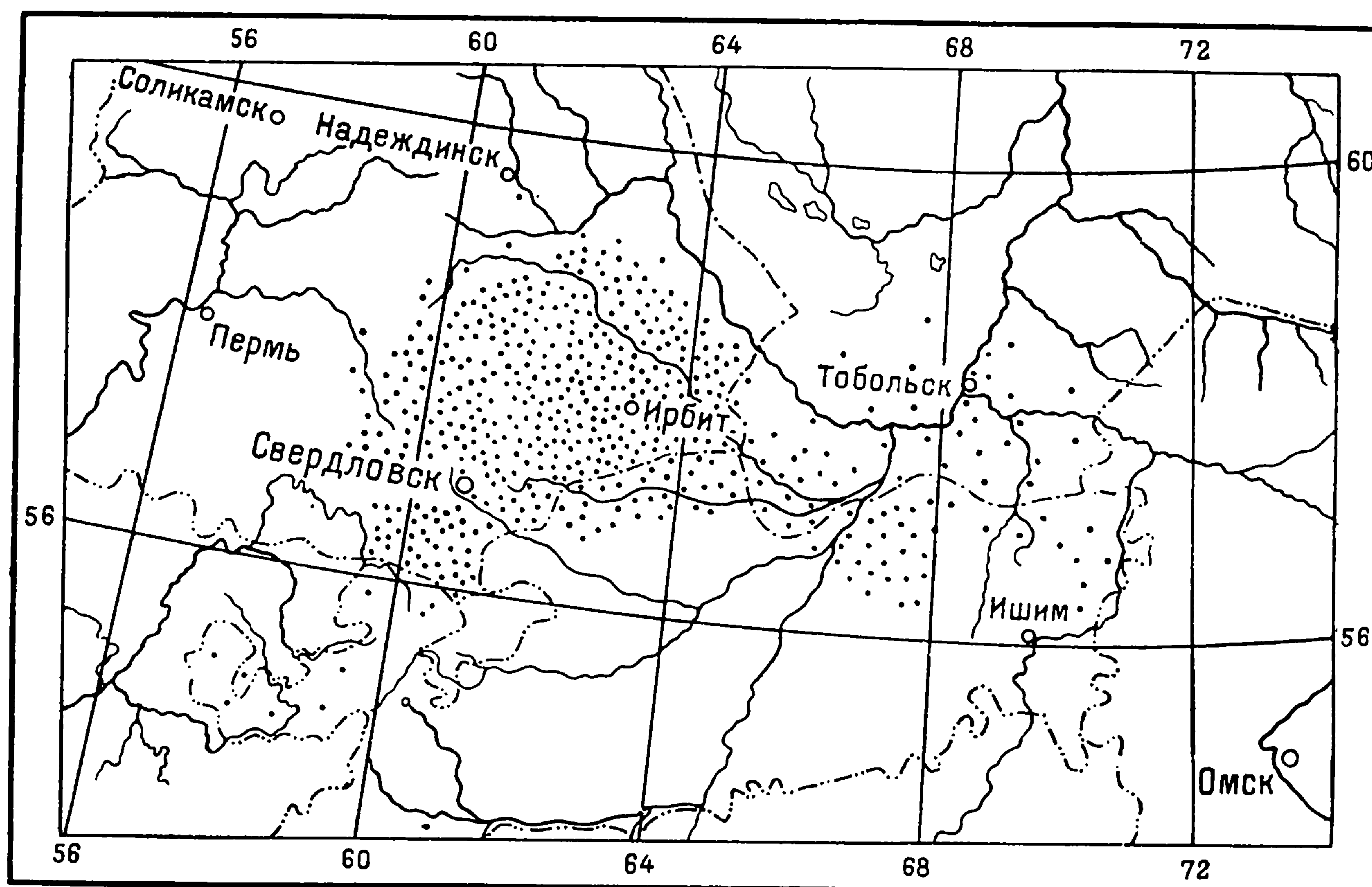


Рис. 24. Схема распределения посевов сорта Лютесценс 062 на 1937 г. в Зауралье (128.0 тыс. га).

Эти данные показывают, что, вопреки обычным представлениям об узкой специализации ареалов всех сортов пшеницы, ряд существующих сортов озимой и яровой пшеницы оказался поразительно универсальным. Так, из яровых пшениц сорт Цезиум 0111, выведенный Западно-Сибирской станцией, оказался исключительным космополитом, могущим занимать огромную территорию от западной границы до Восточной Сибири. Под ним намечается на 1937 г. $6^1/_2$ млн га посева, т. е. приблизительно $^1/_2$ всей посевной площади под яровой пшеницей в СССР.

Также универсальны саратовские сорта яровой пшеницы Эритроспермум 0341 и в особенности Лютесценс 062. Последний идет хорошо как по всей европейской части СССР, начиная от Ленинградской области, так и в Сибири до Дальнего Востока. Под ним намечается в посев на 1937 г. около $5^1/_2$ млн га.

Из мягких пшениц такой же широкой универсальностью, как известно, в Северной Америке характеризуется Маркиз, занимающий 70% от всей площади яровой пшеницы в Канаде и, кроме того, простирающийся на огромную территорию на севере Соединенных Штатов.

Значительную универсальность проявляет ряд твердых пшениц, например Гордеиформе 0189, выведенный Краснокутской станцией, Гордеиформе 010, выведенный Днепропетровской станцией, и в особенности Меланопус 069 (Краснокутская станция).

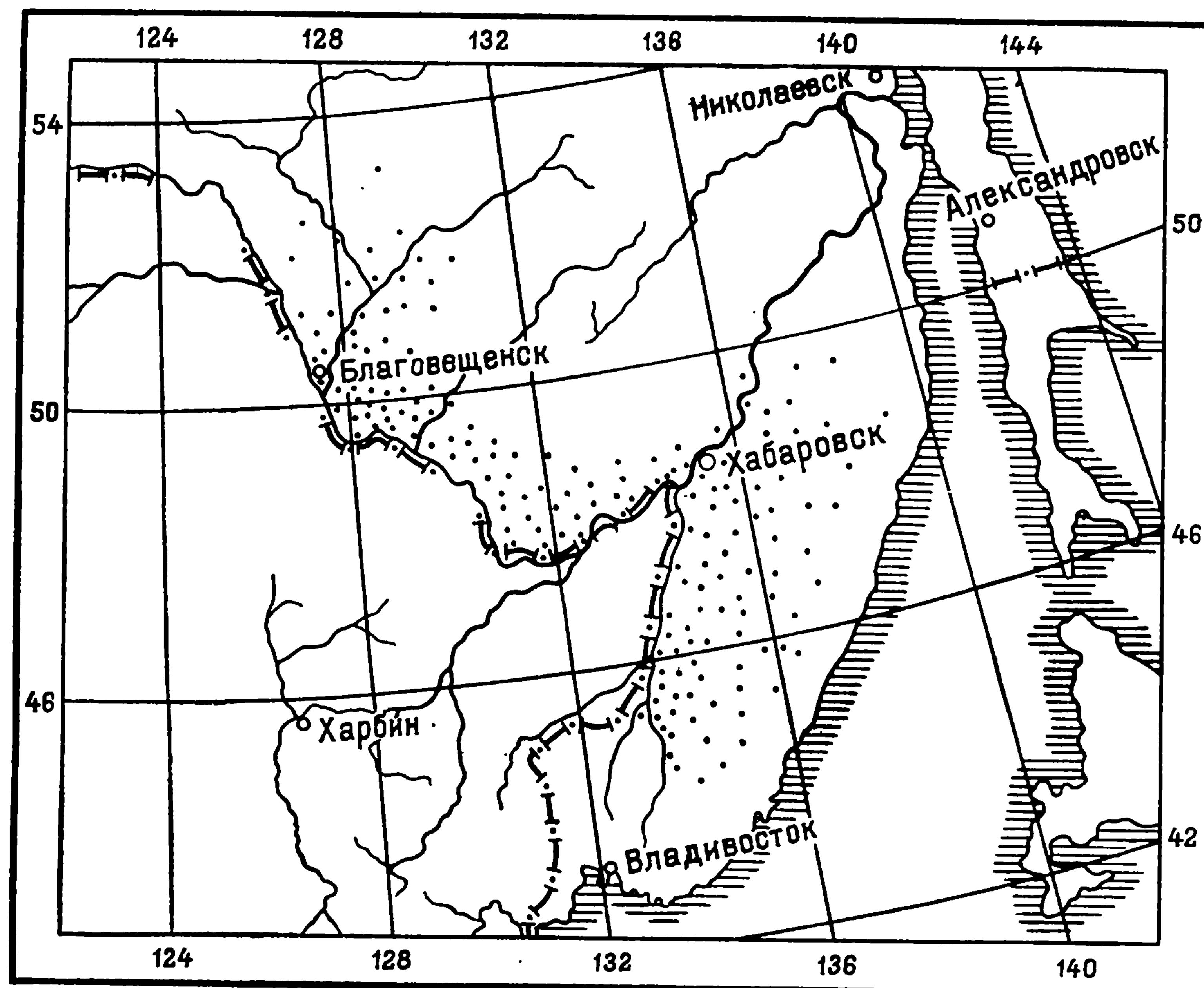


Рис. 25. Схема распределения посевов сорта Лютесценс 062 на 1937 г. в Дальне-Восточном крае (180 тыс. га).

Под этими тремя сортами на 1937 г. намечается в посеве до $4^1/_2$ млн га, т. е. бóльшая часть площади, предполагаемая под посев твердой пшеницы.

Из озимых сортов также выделен ряд чрезвычайно универсальных сортов, как Украинка, занимающая ныне больше половины всей площади под озимой пшеницей в СССР, т. е. не менее 5 млн га. Также широким ареалом характеризуется Гостианум 0237 (Саратовская станция).

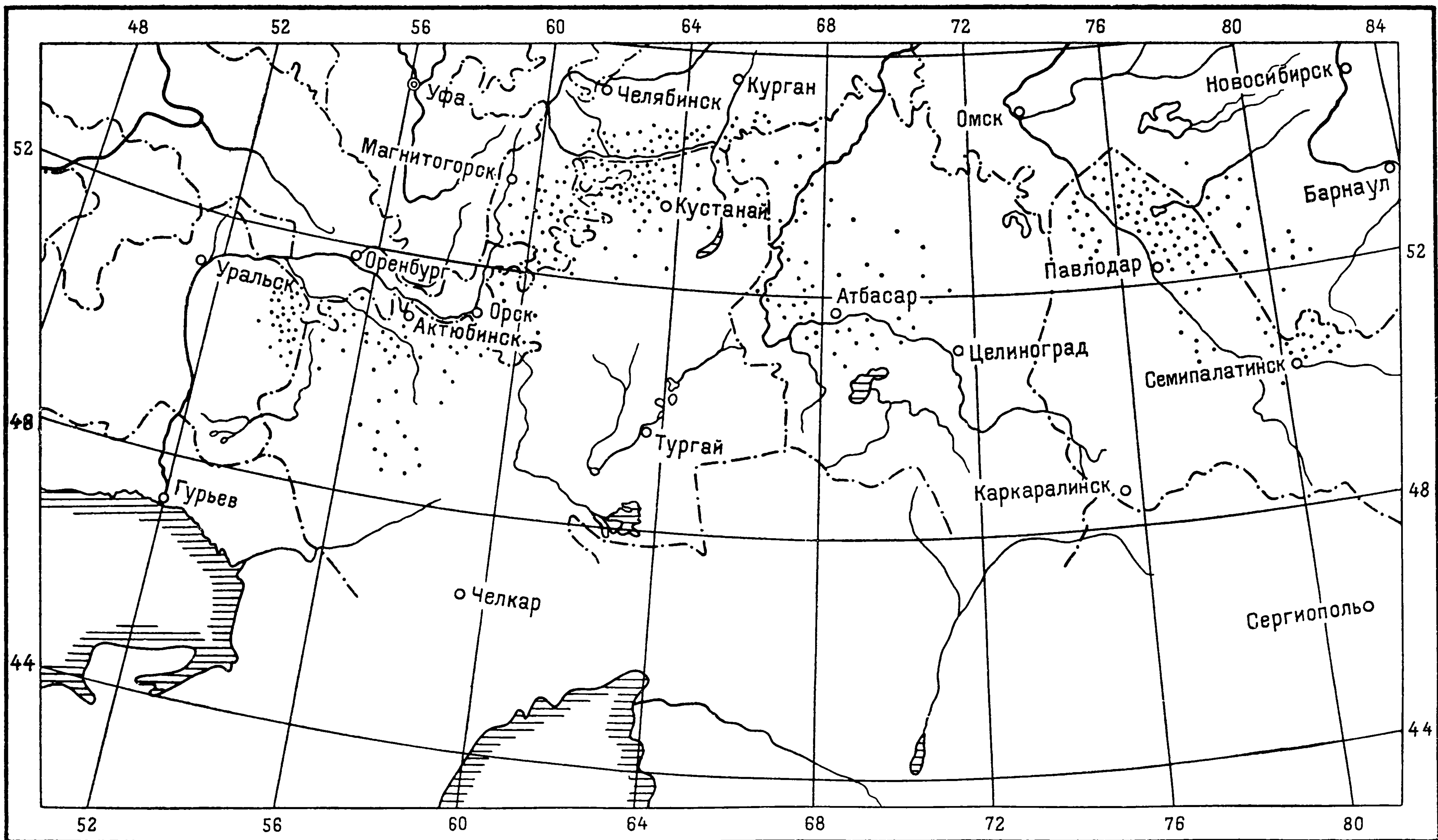


Рис. 26. Схема распределения посевов ярового сорта твердой пшеницы Гордеиформе 0189 на 1937 г. в азиатской части Советского Союза (4000.0 тыс. га).

Из северных сортов сравнительно космополитами являются Московская 02411 и Дюрабль (Эритроспермум 0348).

Интересно, что Украинка, Дюрабль и Московская 02411 выведены из Прикарпатских банаток.

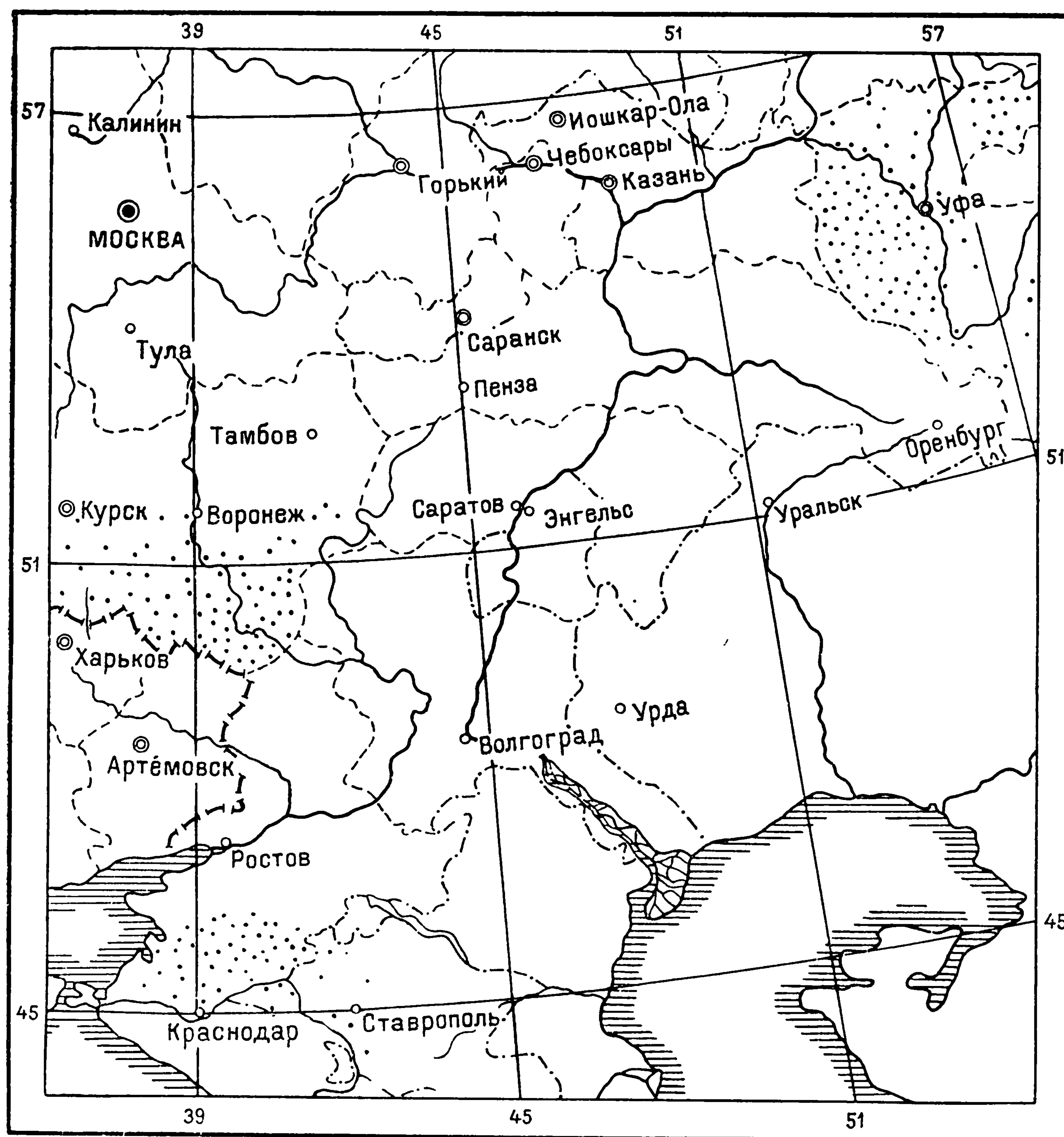


Рис. 27. Схема распределения посевов сорта Гордеиформе 010 на 1937 г. в европейской части Советского Союза (253.0 тыс. га).

Большой универсальностью из американских озимых сортов характеризуется Канред, выведенный из наших южных сортов. Австралийский сорт Аврора хорошо идет не только в Австралии, где он выведен, но

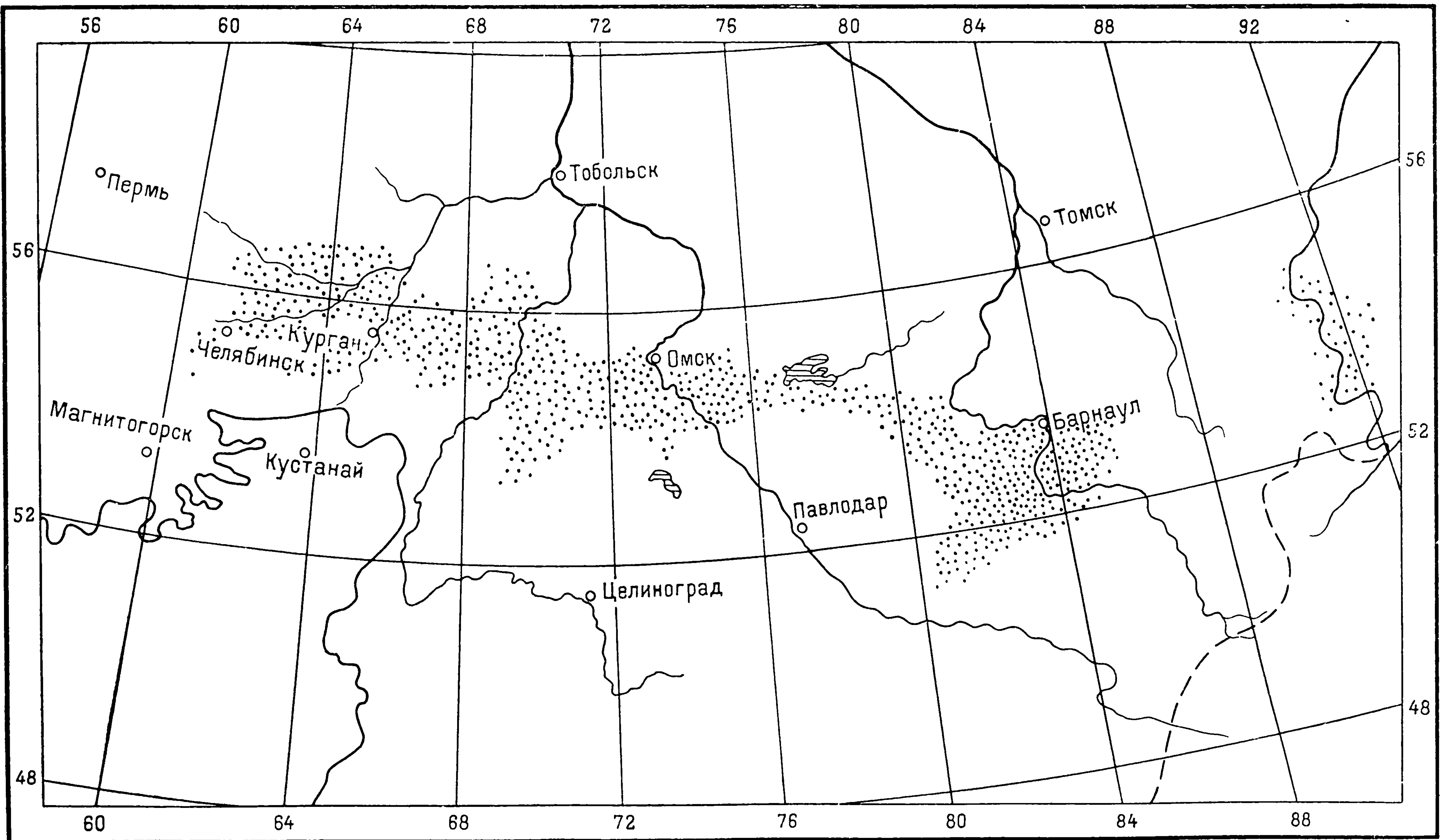


Рис. 28. Схема распределения посевов ярового сорта твердой пшеницы Гордеиформе 010 на 1937 г. в азиатской части Советского Союза (810.0 тыс. га).

также в Швеции, Финляндии, на севере СССР. Ряд аргентинских сортов пшеницы, возделываемых там по существу в субтропических районах с достаточным количеством влаги и при отсутствии зимы, как уже указывалось выше, дал хороший урожай в условиях северных районов европейской части СССР.

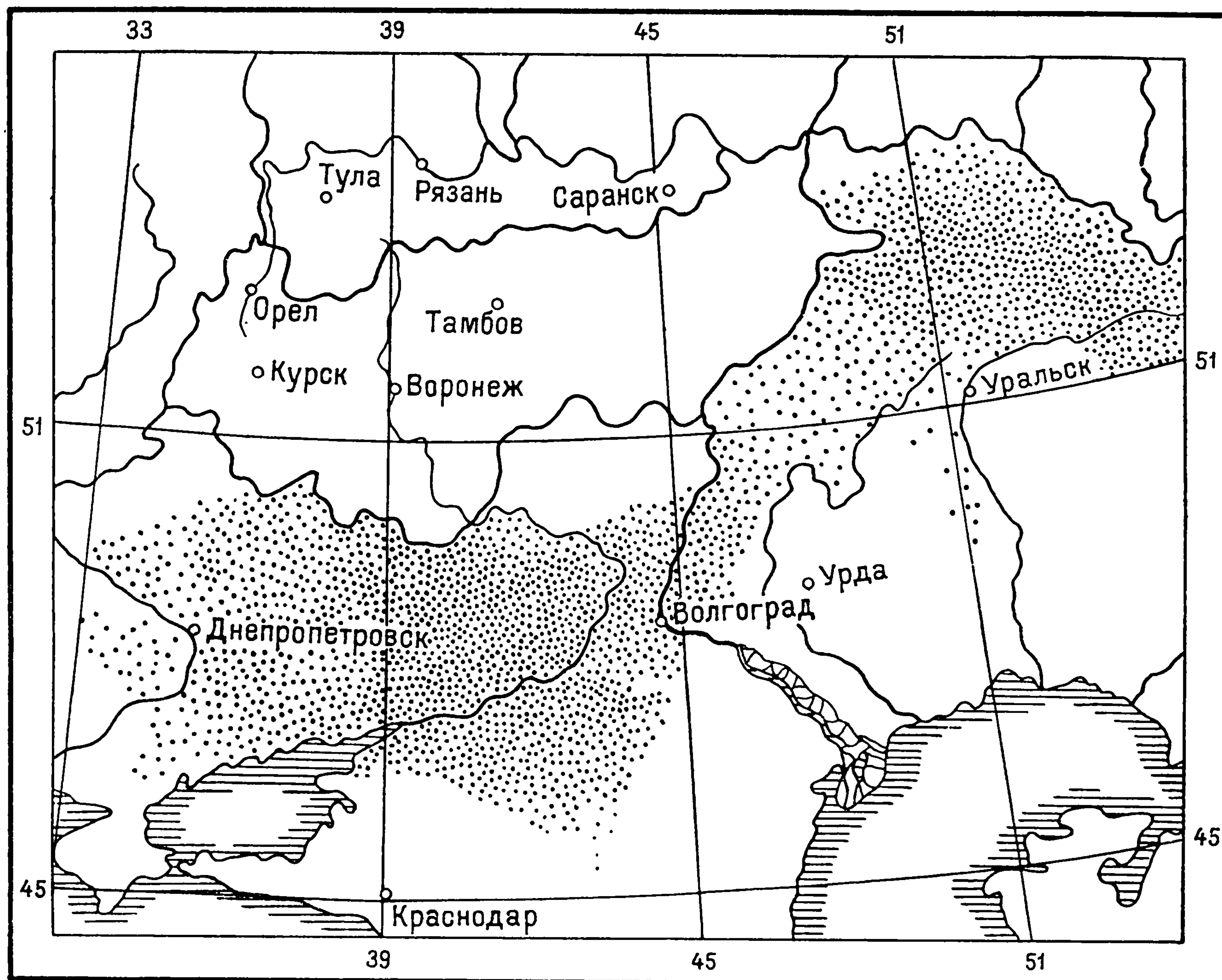


Рис. 29. Схема распределения посевов сорта Меланопус 069 на 1937 г. в европейской части Советского Союза (2763.0 тыс. га).

По-видимому, такой же универсальностью обладают однозернянки и полбы, произрастающие нормально в самых разнообразных условиях. И напротив, большинство современных иностранных сортов пшеницы отличается малой пластичностью, приуроченностью к определенным районам. Так, например, один из лучших канадских сортов, Китченер, с хорошим бочонковидным зерном нашел себе применение у нас только в некоторых южных увлажненных районах Восточной Сибири. Наиболее урожайные сорта английской пшеницы (*T. turgidum*) занимают мелкие

районы, преимущественно в условиях увлажненного приморского климата. Огромное число сортов пшеницы, выведенных австралийскими селекционерами, оказалось имеющим местное значение. Подавляющее большинство сортов озимой и яровой пшеницы, как показывает Государственное сортоиспытание, сравнительно узко специализовано, приурочено к ограниченным ареалам. Сорта пшеницы в горных районах Средней Азии, Закавказья, как этого и можно было ожидать, резко дифференцированы.

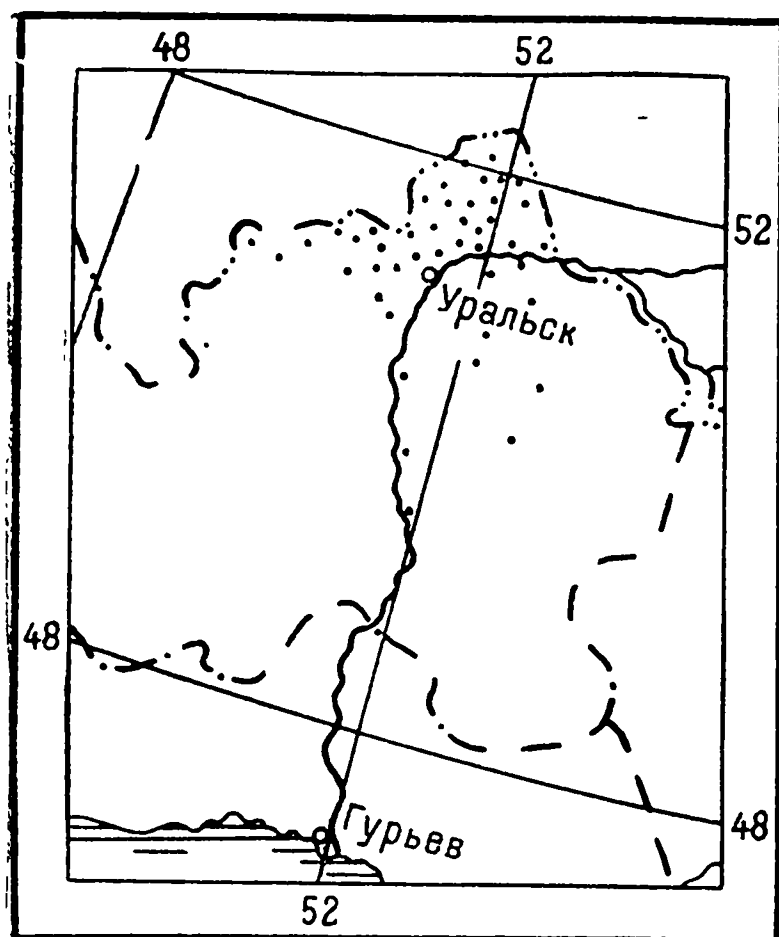


Рис. 30. Схема распределения посевов сорта Меланопус 069 на 1937 г. в азиатской части Советского Союза (50.0 тыс. га).

Во всяком случае, амплитуда экологической пластичности сортов пшеницы в пределах мягких и твердых пшениц, как озимых, так и яровых, чрезвычайно велика, что дает большой простор в этом отношении для селекционной работы. Природа сортовых различий в этом смысле нуждается в дальнейших исследованиях. По существу мы еще мало знаем природу космополитизма и узкой специализации не только сортов, но даже целых культур.

Внимание селекционера преимущественно направляется на выведение сортов, на генотипические различия, на наследственную изменчивость. Чем глубже идет исследование, чем выше становятся требования к селекции пшеницы, тем больше приходится уделять внимания взаимоотношению среды и сорта, выявлению индивидуальных сортовых особенностей в смысле требования агротехники, удобрения, подбора определенных условий и районов культуры. Учение о стадийности и различение сортов по реагированию их в отдельных стадиях развития с учетом конечного итога в смысле качества и количества урожая заставляет направить внимание на этот раздел.

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ ПШЕНИЦЫ

Пшеница, как правило, является типичным самоопылителем, поэтому нередко простой однократный отбор приводит к выделению необходимых ценных форм. Однако практика показывает все большую и большую неоднородность чистых линий, и даже такой знаток пшеницы, как Персиваль, считает более правильным заменить термин «чистые линии» у пшеницы термином «отдельные линии» (single lines), ибо при детальном

изучении в потомстве отдельных линий обычно можно проследить наличие количественных и качественных наследственных отличий. Принцип чистых линий может быть принят только относительно, но не в абсолютной форме. Поэтому нередко является целесообразным применение повторных отборов у самоопыляющихся пшениц. Сам Иоганнсен, в особенности в одной работе, мало известной, опубликованной в 1906 г., — в докладе, сделанном на III Международном конгрессе генетиков в Англии, — пишет следующее: «Чистые линии — это только генеалогический термин ... он обозначает только гарантированную чистоту потомства. Путем мутации или расщепления новые типы или гаметы могут образоваться в чистых линиях так же, как в генеалогических гибридах, линия тем не менее остается чистой в генеалогическом смысле. Чистые линии поэтому могут быть моно-, би- и политипичными» (Johannsen, 1906, стр. 103).

По мнению Персиваля, количественные и качественные наследственные различия весьма обычны в отдельных линиях и поэтому их нахождение оправдывает необходимость повторного отбора для выделения новых лучших форм. Это тем более существенно, что, по наблюдениям того же Персиваля в Англии, у пшеницы естественная гибридизация — чрезвычайно редкое явление. Примерная частота естественной гибридизации, по наблюдениям Персиваля, в течение 30 лет не превышает 10—15 случаев на 10 000 растений; мутации, по его мнению, еще того реже: примерно 1—2 раза на 10 000 растений.

Наблюдения германских селекционеров, начиная с Римпау, также обнаружили наличие естественной гибридизации. Имеются десятки работ, посвященных естественной гибридизации у пшениц.

В пределах нашей страны перекрестное опыление нередко проявляется в более значительном масштабе. Так, например, на юго-востоке европейской части Советского Союза Г. К. Мейстером (Саратов) отмечена массовая гибридизация пшеницы с рожью в тех случаях, когда цветение ржи совпадает с цветением пшеницы. Г. М. Поповой отмечены частые случаи гибридизации пшеницы с видами эгилопс в Средней Азии. Нами отмечены аналогичные случаи гибридизации твердых пшениц с видами эгилопс в Сицилии. М. М. Якубцинер отмечает их для Карабаха, для южного Азербайджана.

Вся сумма опубликованных фактов показывает, что, по-видимому, частота естественной гибридизации увеличивается в районах с засушливым климатом, способствующим более открытому цветению. Но даже в условиях Германии, Бельгии, Франции естественная гибридизация — дело нередкое.

Имея в виду возможность опыления посторонней пыльцой и появление мутаций, все же в основном с пшеницей можно работать как с типичным самоопылителем, прибегая, когда нужно, к повторному, а может быть,

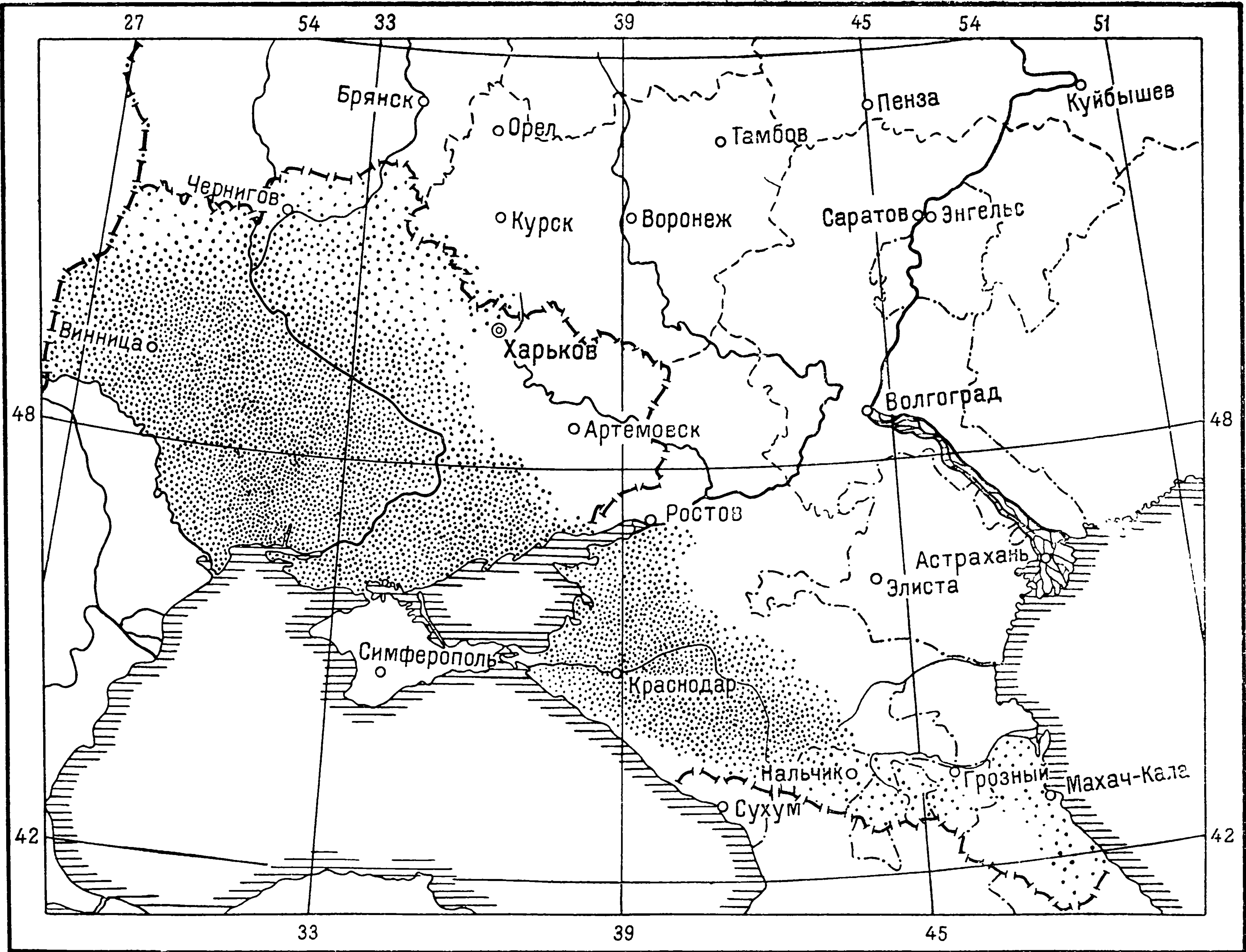


Рис. 31. Схема распределения посевов озимого сорта пшеницы Украинки на 1937 г. (6078 тыс. га).

в отдельных случаях и к многократному отбору. Конечно, современная селекция в корне отличается от времен Галлета, продолжавшихся до учения о чистых линиях (Johannsen, 1903 г.), когда фактически боль-

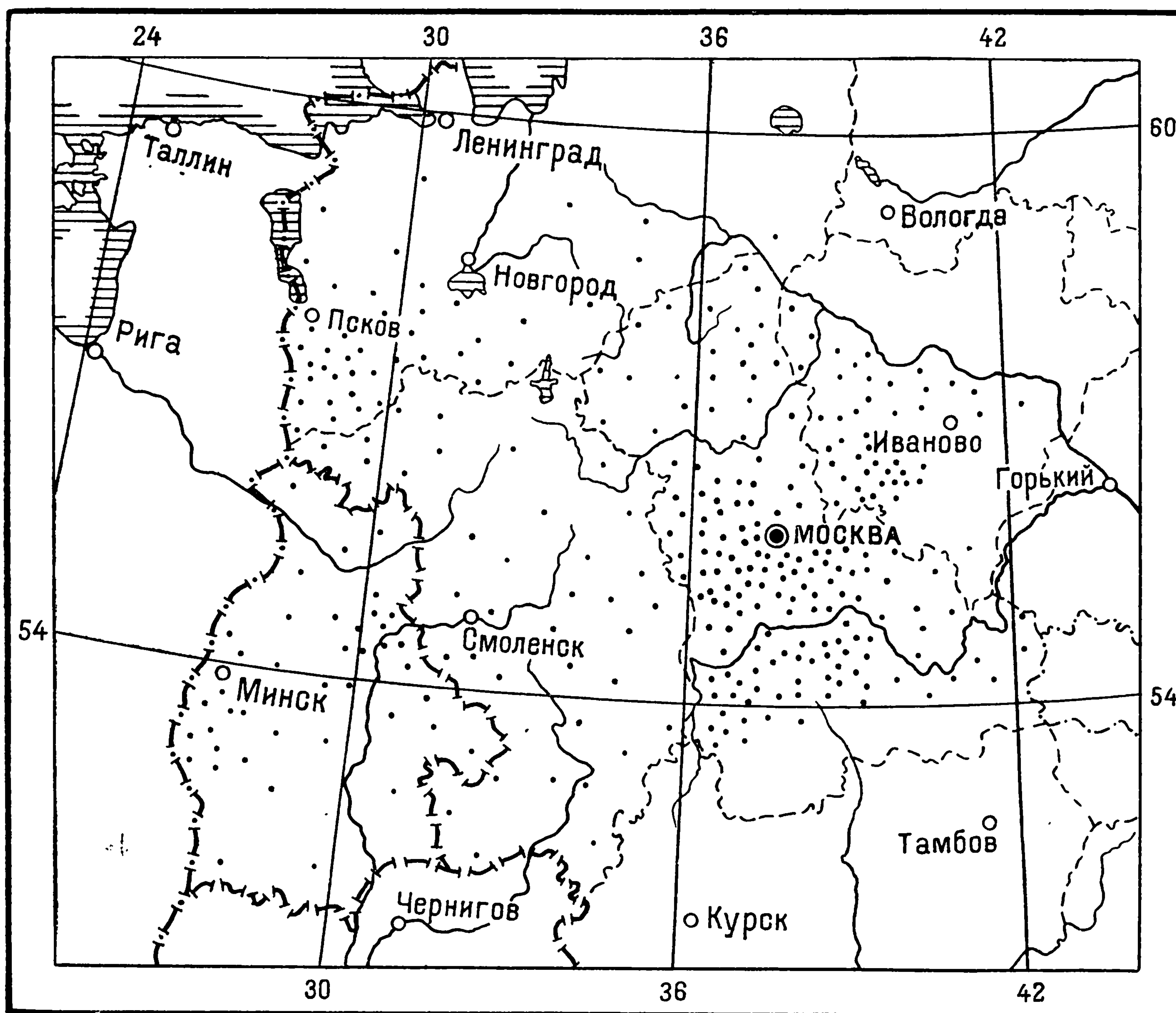


Рис. 32. Схема распределения посевов Московской озимой пшеницы 02411 на 1937 г. (330 тыс. га).

шинство селекционных станций и с самоопылителями применяло непрерывный и многократный отбор.

Отметим интересное наблюдение Т. Д. Лысенко, что у некоторых сортов пшеницы низкая температура задерживает развитие пыльников.

Явления гетерозиса в первом поколении при скрещивании разных сортов пшеницы, относящихся к одному и тому же виду, установлены Энгледау и Пелем (Engledow and Pal, 1934), изучавшими поведение гибридов по сравнению с родительскими формами в отношении урожая

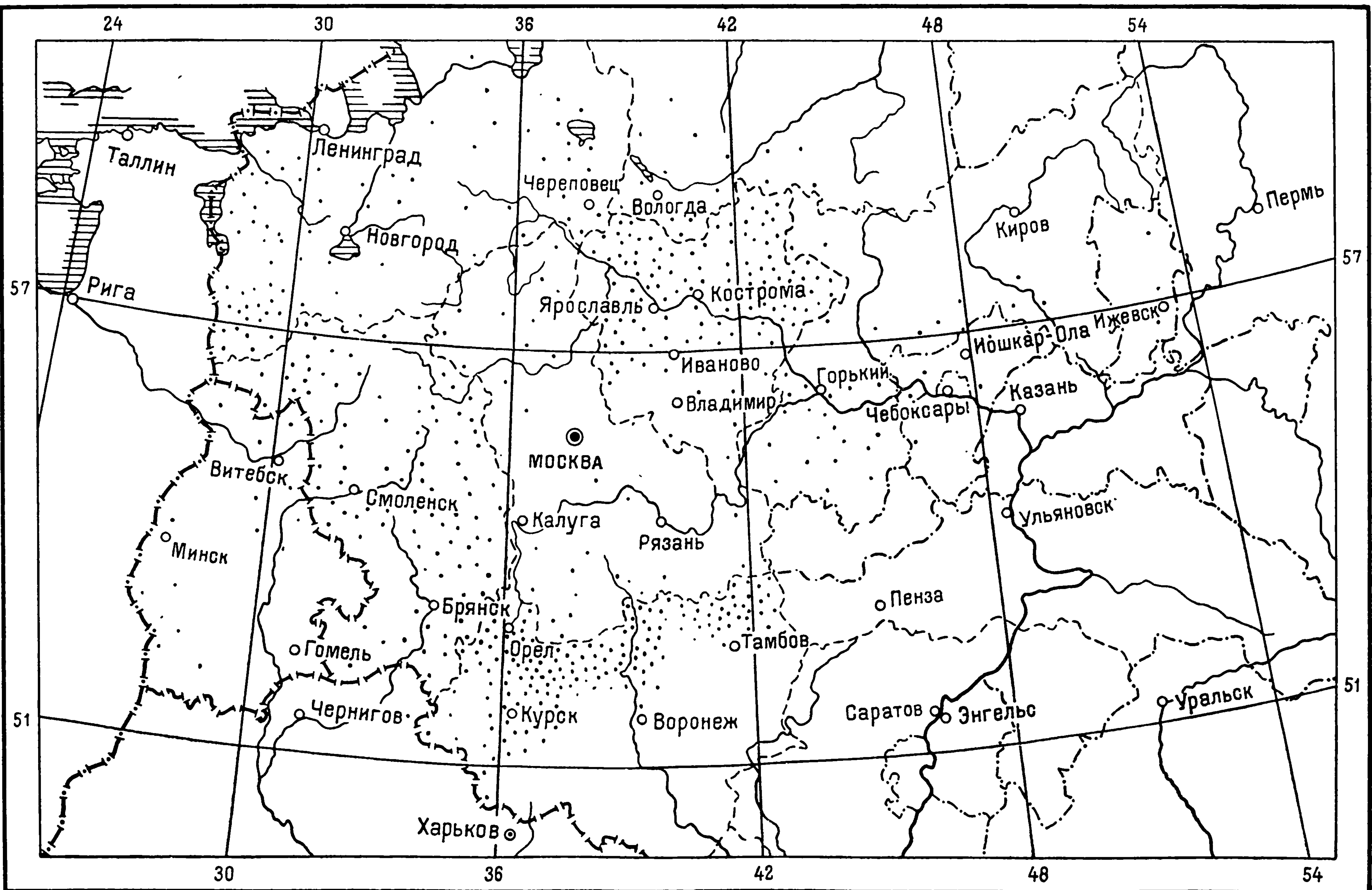


Рис. 33. Схема распределения посевов озимого сорта Дюрабль на 1937 г. (670 тыс. га).

зерна, кустистости растений, а также особенностей физиологии прорастания семян у родителей и гибридов. Гетерозис у пшеницы при скрещивании в пределах одного и того же вида проходит, как правило, не в резкой степени, не так, как, например, у кукурузы ([4]). Особенно ясно он сказался в скрещивании сортов Little Joss и Yeoman в первом поколении. Некоторые сочетания проявляют очень слабый гетерозис, другие совершенно его не выявляют. Все же в этом отношении пшеница проявляет

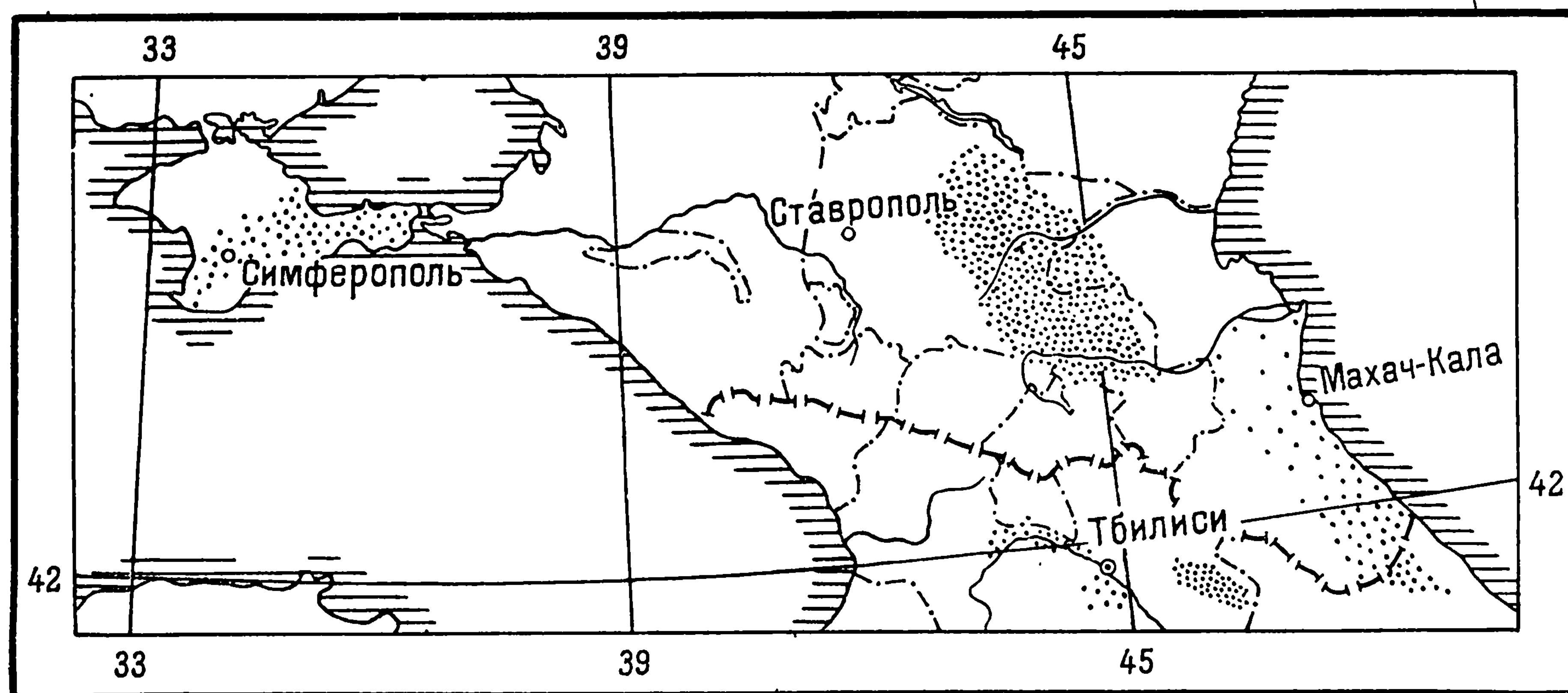


Рис. 34. Схема распределения посевов сорта Кооператорки на 1937 г. (777 тыс. га).

более явный гетерозис, чем ячмень. Во втором и третьем поколениях у гибридов пшениц явление гетерозиса исчезает (Engledow and Pal, 1934).

Определенных, научно проверенных данных о так называемом «вырождении» сортов пшеницы при обычном, свойственном им самоопылении не имеется. Засорение пшеницы рожью и «превращение» ее в суржу, так же как и смешение с другими сортами, относится к другому роду явлений — к механической примеси и действию естественного отбора, вытесняющего исходный сорт пшеницы. Особо должны быть рассматриваемы явления расщепления недостаточно гомозиготированных сортов, а также склонность некоторых сортов к мутированию. Ряд старых сортов пшеницы, как Rivet (*T. turgidum*), Blue Cone (*T. turgidum* var. *jodurum*), возделываются в Англии как определенные сорта по несколько столетий (Percival, 1934). Многие селекционные сорта пшеницы, как Federation, Wilhelmina, Маркиз и др., размножаются десятилетиями без какого-либо заметного ослабления в результате самоопыления и тем самым инцухта.*

* Весьма важными являются опыты Ацци в Италии, показавшие, что одна и та же чистая линия пшеницы после выращивания ее предварительно в разных

ГЕНЕТИКА ПШЕНИЦЫ

Большинство сортов пшеницы, возделываемых в различных странах, является результатом простого отбора, без применения гибридизации. Таковы наши советские пшеницы, в том числе селекционные, подавляющее большинство которых является результатом простого отбора или среди местного материала, или среди заимствованных форм из древних стран культуры. Наши лучшие селекционные сорта из яровых, как Цезиум 0111, Лютесценс 062, из озимых — Украинка, московские сорта 02411, 02453, А27, одесские Кооператорка, Степнячка, Земка, представляют собой формы, выделенные в результате простого отбора среди местного материала.

Вся Юго-Западная Азия, Средиземноморские страны, Китай преимущественно возделывают пшеницу, выведенную путем отбора, без применения скрещивания. То же относится к Индии. Ряд лучших новейших сортов, ныне широко возделываемых в Индии, выведен Альбертом Говардом путем отбора из местных пшениц. Большая часть озимой пшеницы Соединенных Штатов до последнего времени представляла результат простой селекции из русских, украинских или других иноземных сортов. То же можно сказать о Венгрии, Балканах, Испании.

Почти все сорта твердых пшениц, возделываемых на земле, представляют результат отбора. Только в самое последнее время начинают входить в культуру гибриды твердых и мягких пшениц, пока еще сравнительно в ограниченном количестве.

Несомненно, для ряда наших селекционных станций метод отбора является еще не пройденным полностью, а в таких районах, как Средняя Азия, Закавказье, он является на первое время основным и обязательным.

Первые опыты по гибридизации пшеницы проведены Томасом Найтом (Th. Knight). Он первый отметил естественных гибридов пшеницы, высевая различные сорта рядом друг с другом. Некоторые из этих гибридов, по его словам, были превосходными, другие очень плохими, но ни один из них не был константным.

В 1846 г. на собрании английского сельскохозяйственного общества Маунд (Maund) из Бромсгрова выставил полученные им гибриды пшеницы. В том же году Хью Рейнберд (Hugh Raynbird) получил гибриды от скрещивания сортов пшеницы Piper's Tickset и Hopetown. Один из этих гибридов получил золотую медаль в Шотландии в 1848 г.

районах (начиная от Скандинавии и до Сахары) дает при посеве в одном месте весьма различные результаты в смысле высоты растения и урожая в зависимости от происхождения их. Семена с северных пунктов давали более высокие растения. На следующий год эти различия исчезали. Другими словами, влияние условий произрастания сказывалось определенно на изменении свойств зародыша, исчезавших при культуре в других условиях.

Большую гибридизационную работу с пшеницей во второй половине XIX в. в Англии начал Патрик Ширеф (Patrick Schireff), произведший между 1856 и 1870 гг. значительное число гибридов в Шотландии. Однако эти гибриды не получили распространения, и только после вторичного открытия закона Менделя к началу XX в. по существу начинается широкое применение гибридизации у пшеницы. Особенно интересную работу до переоткрытия закона Менделя провел в Австрии известный селекционер Фаррер, работы которого, в особенности по междувидовой гибридизации пшеницы, до сих пор не потеряли своего значения.

Ко второй половине XIX в. относятся работы по гибридизации пшениц Римпау и Гейне в Германии.

Последние 30 лет коренным образом меняют дело; в настоящее время основным методом улучшения пшениц в передовых странах является гибридизация. Лучшие современные сорта пшеницы выведены путем скрещивания. Таковым является сорт яровой канадской пшеницы Маркиз, ныне занимающий почти $^3/_4$ всей посевной площади Северной Америки, и все другие сорта яровой пшеницы в Канаде (Гарнет, Риворд, Престон и др.). Швеция, Дания, Голландия, Англия, Германия, Аргентина, Канада, Австралия и Южная Африка ныне преимущественно возделывают гибридные формы пшеницы.

Встает вопрос: что скрещивать, какие пары наиболее целесообразно брать для получения наилучших сочетаний. Мы подходим, таким образом, к генетике пшеницы.

Ни по одному растению не сделано численно так много работ, как по генетике пшениц. Из сводок укажем книгу Каянуса (Kajanus), вышедшую в 1927 г., весьма ценную работу Ю. А. Филипченко «Генетика мягкой пшеницы» с дополнениями Т. К. Лепина, новейшую японскую сводку по генетике растений, составленную Матсуура (Matsuura), особенно второе ее издание, где сравнительно обстоятельно сведена генетическая литература с 1900 по 1929 г.

Наиболее разработанной является генетика мягких пшениц и ближайших к ней видов *T. compactum* и *T. spelta*. Значительно менее разработана генетика 28-хромосомных пшениц. Многие виды этой группы, в особенности новые виды, недавно установленные в Закавказье, Абиссинии, почти совершенно не тронуты генетикой. Внутривидовая генетика 28-хромосомных пшениц остается совершенно неразработанной. В дальнейшем мы попытаемся в сжатой форме дать сводку всего того, что до сих пор установлено по генетике 42- и 28-хромосомных пшениц, выпишем по отдельным признакам все до сих пор установленные гены.

Всего до настоящего времени по 42 признакам, изученным генетически, у мягких пшениц установлено приблизительно 200 генов, у 28-хро-

Таблица 3

Генотип видов культурных пшениц

(На основе проведенных до настоящего времени генетических исследований)

Признаки	Гены		Авторы
	42-хромос. группа	28-хромос. группа	
	Генеративные признаки		
Признаки колоса			
1. Остистость и длина остей. Формы остистые, безостые, короткоостые, тип *inflatum* с вильчатым изгибом и выростами на остях (*furcatum*).	1 рецессивный ген.	1 рецессивный ген.	Spillman, 1902; **Biffen, 1905; Love and Craig, 1919,** и 37 других авторов.
	2 рецессивных гена.		Clark and Hooker, 1926; Pero, 1929.
	4 рецессивных гена, из них 2 первого порядка, 2 второго порядка.		Clark, Florell and Hooker, 1928.
	1 множественная аллеломорфа: безостость—полуостистость—остистость.		Nilsson-Ehle, 1909.
	2 доминантных гена.		A. Howard and G. Howard, 1912; Harrington, 1922; Stewart с сотрудниками, 1926—1931.
	1 доминантный ген G.	1 доминантный ген F.	Raum, 1931.
	1 инхибитор I.	1 инхибитор H.	
	2—3 независимых основных рецессивных гена; 3 гена, связанных с другими признаками.	2 независимых основных рецессивных гена; 2 гена, связанных с другими признаками.	О. К. Фортунатова.
	Ряд генов-модификаторов.	Ряд генов-модификаторов.	
2. Черная окраска остей.	1 доминантный ген.	1 доминантный ген.	A. Howard and G. Howard, 1912; Sigfüsson, 1932; **Love and Craig, 1919; Вавилов и Якушкина, 1925.**
	2 доминатных гена.		Kadom and Nazareth, 1931.

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены		Авторы
	42-хромос. группа	28-хромос. группа	
3. Гладкоостость.	1 рецессивный основной ген. 1 или более генов-модификаторов.		**Sigfusson, 1932.**
4. Окраска колоса.	1 доминантный ген красной окраски.		Tschermak, 1901; **Biffen, 1905**; Lewicki, 1925, и многие другие авторы.
	2 доминантных однозначных гена красной окраски.		Nilsson-Ehle, 1911; Malinowski, 1914, **1914; Love and Craig, 1919.**
	2 доминантных гена.	1 доминантный ген красной окраски.	A. Howard and G. Howard, 1912; Kiessling, 1914; Барулина.
	1 доминантный ген черной окраски.		**Biffen, 1905; Engledow, 1914; Percival, 1921**; Kezer and Boyack, 1918.
	1 доминантный ген черной окраски (G), плейотропно вызывающий опушение колоса.		**Kajanus, 1923**; Lewicki, 1925.
		1 доминантный ген черной окраски, вызывающий плейотропно опушение колоса.	**Вавилов** и **Якушкина, 1925; Clark and Smith, 1928.**
		1 рецессивный ген черной окраски (при скрещивании с *T. polonicum*).	**Biffen, 1916; Вавилов** и **Якушкина, 1925.**
5. Опушение колоса.	1 доминантный ген.	1 доминантный ген.	Spillman, 1902; Tschermak, 1901; **Biffen, 1905,** и 15 других авторов.
	2 доминантных гена.	2 доминантных гена.	A. Howard and G. Howard, 1912.
	1 множественная аллеломорфа: опушенный—полуопушенный — гладкий.		Nilsson-Ehle, 1920.

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены		Авторы
	42-хромос. группа	28-хромос. группа	
6. Длина колоса и число колосков (плотность).	а) гены, действующие только на длину колоса.		
	Доминантный ген С, укорачивающий длину колоса (ген, определяющий тип колоса *T. compactum*).		Biffen, 1905; Nilsson-Ehle, 1900; Kajanus, 1918—1923; Arciszewski, 1924; Филипченко, 1927—1934, и многие другие.
	Доминантный ген S, увеличивающий длину колоса (ген, определяющий тип колоса *T. spelta*).		Boshnakian, 1923; Kajanus, 1923; Филипченко, 1929—1934, и другие авторы.
	2 доминантных гена S.		Leighty and Boshnakian, 1921.
	Несколько генов S.		Malinowski, 1918—1925.
	3 пары однозначных генов E и 2 гена-модификатора генов K (M_P и M_F).		Филипченко, 1934.
	б) гены, действующие на длину колоса и число колосков, увеличивая их.		
	2 гена L_1L_2.		Nilsson-Ehle, 1911; Kajanus, 1923, и другие авторы.
	3 гена $L_1L_2L_3$.		Arciszewski, 1924.
	3 гена $L_1L_2L_3$. 2 гена-модификатора генов L (M_M и M_C), 6 пар однозначных факторов P.		Филипченко, 1924.
		1 ген.	**Engledow and Hutchinson, 1925.**
	в) гены, действующие только на число колосков, увеличивая их.		
	2 гена-модификатора генов L.		Филипченко, 1934.

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены		Авторы
	42-хромос. группа	28-хромос. группа	
7. Скверхедность (квадратноголовость колоса).	Рецессивные гены cl_1l_2.		Nilsson-Ehle, 1911.
	1 доминантный ген скверхедности (Q или M) при рецессивном гене c.		Boshnakian, 1923; Arciszewski, 1924; Ильинский, 1929; Raum, 1929—1930.
	2 рецессивных гена скверхедности q и k, образующих 2 типа скверхедности: а) Cq — *compactum* squarehead, б) ck — *vulgare* squarehead.		Филипченко, 1934.
	1 рецессивный ген r плотноколосости — *compressum* (cqr).		
8. Ветвистость колоса.	1 рецессивный ген.		Meunissier, 1918.
	Несколько рецессивных однозначных генов.		Tschermak, 1923; Nilsson-Leissner, 1925.
9. Длина зубца колосковой чешуи.		Несколько доминантных генов (не менее 4—5), определяющих короткий зубец *T. durum abyssinicum*.	**Вавилов и Якушкина, 1925; Вавилов, Пальмова; Fleischmann, 1916.**
		6 пар однозначных генов (*T. durum* subsp. *expansum*), определяющих короткий зубец.	**Лепин, 1930.**
10. Длина колосковой чешуи.		1 доминантный ген, определяющий длинную чешую *T. polonicum*.	**Biffen, 1905; Backhouse, 1918; Caporn, 1918; Engledow, 1920—1923.**
		1 доминантный ген P.	**Лепин, 1929.**

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены		Авторы
	42-хромос. группа	28-хромос. группа	
		4 пары генов-модификаторов (для *T. polonicum*).	
	2 доминантных гена G.		Филипченко, 1934.
	1 рецессивный ген i при плейотропном действии генов $C_qEL_1L_2$.		
11. Ширина колосковой чешуи.	1 основной рецессивный ген и 5 пар генов-модификаторов усилителей.		Филипченко, 1927.
12. Наличие киля на колосковых чешуях.		1 доминантный ген K.	**Watkins, 1927.**
13. Ширина члеников колосового стержня.		Несколько рецессивных генов.	**Вавилов** и **Якушкина, 1925.**
14. Ломкость колосового стержня.	1 доминантный ген.		**Love and Craig, 1919.**
	1 доминантный ген B.		**Raum, 1931.**
	1 ген-ингибитор H_b.		
Признаки зерна			
15. Окраска зерна:			
а) красная,	3 однозначных доминантных гена $R_1R_2R_3$.	2 однозначных доминантных гена R_1R_2.	Nilsson-Ehle, 1911; Gaines, 1917; Kajanus, 1923, и 13 других авторов; **Love and Craig, 1919; Harrington and Aamodt, 1923.**
	2 доминантных гена.	1 доминантный ген.	**Вавилов** и **Якушкина, 1925;** Барулина.
б) фиолетовая.		Доминантный признак, вероятно 2 гена.	**Caporn, 1918.**
16. Длина зерна.	Определяется теми же генами, что и длина чешуи.		Biffen, 1905; **Engledow, 1920;** Филипченко, 1927—1934; Miczynski, 1930.

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены: 42-хромос. группа	Гены: 28-хромос. группа	Авторы
		2 независимых гена длины чешуй.	**Engledow and Hutchinson, 1925.**
		Доминантный ген.	**Вавилов и Якушкина, 1925.**
17. Форма зерна.		1 ген, доминантный для горбатого зерна (hump corn).	Engledow and Hutchinson, 1925.
		Доминантные гены сморщенности зерна (*T. persicum*).	**Вавилов и Якушкина, 1925.**
18. Стекловидность зерна.	1 основной ген и множество генов-модификаторов.	1 доминантный ген.	Biffen, 1905, 1909; **Вавилов и Якушкина, 1925**; Bryan and Bressley, 1933.
	2 гена.		**Freeman, 1917, 1918.**
	Несколько генов.		**Clark and Hooker, 1926; Clark, Florell and Hooker, 1928.**
		2 доминантных гена.	**Engledow and Hutchinson, 1925.**
	Вегетативные признаки		
19. Безлигульность.	Несколько рецессивных однозначных генов.		Вавилов, 1923.
	2 рецессивных однозначных гена.	1 рецессивный ген.	Барулина, 1933.
20. Антоциановая окраска ушков листового влагалища.	1 доминантный ген.		Kajanus, 1918—1923.
	2 однозначных гена.		**Quisenberry, 1931.**
21. Ширина листа.	1 доминантный ген.		**Biffen, 1905.**
	Несколько однозначных генов.		**Freeman, 1919.**
22. Опушение листовой пластинки.	1 доминантный ген.		**Biffen, 1905.**
		Несколько доминантных генов.	**Вавилов и Якушкина, 1925.**
23. Восковой налет на стеблях и листьях.	Доминантные гены.		**Tschermak, 1923; Miczinski, 1907.**
	1 доминантный ген.		**Watkins, 1927.**
		Рецессивный ген.	**Miczinski, 1930; Якубцинер, 1932.**

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены		Авторы
	42-хромос. группа	28-хромос. группа	
24. Опушение узлов.	1 доминантный ген.		Love and Craig, 1924; Gaines and Carstens, 1926.
		Несколько доминантных генов (*T. persicum*).	**Вавилов** и **Якушкина, 1925.**
25. Антоциановая окраска соломины.	Доминантный ген.		Schribaux, 1907.
	1 доминантный ген.		Jenkin, 1925.
26. Длины соломины.	Несколько однозначных генов.		**Freeman, 1918; Clark and Hooker, 1926;** Stewart и сотрудники, 1926—1929; **Harrington, 1925.**
	1 доминантный ген.		Jamasaki and Hatano, 1930.
27. Карликовость.	1 доминантный ген.		Vilmorin, 1913; Engledow and Wadham, 1925; Winge, 1924.
	1 доминантный ген D.		Stewart and Bishoff, 1931.
	1 ген-инхибитор I.		Nieves, 1930; Tingey, 1931; Thompson, 1928; Clark and Quisenberry, 1929; Goulden, 1926.
	2 доминантных гена.		Waldron, 1924; Clark and Hooker, 1926; Stewart and Tingey, 1928; Stephens, 1927.
	2 доминантных гена. 1 ген-ингибитор.		Churchwood, 1932.
	1 рецессивный ген.		Neethling, 1918.
28. Толщина соломины.	Несколько однозначных генов.		Tschermak, 1901.
29. Выполненность соломины под колосом.	1 рецессивный ген.		**Biffen, 1905; Stoll, 1911; Kajanus, 1923.**
	Несколько однозначных генов.		**Tschermak, 1923;** Kihara, 1924.
	1 множественная аллеломорфа.		**Engledow, 1920, 1923; Engledow and Hutchinson, 1925.**
	Несколько доминантных генов (*T. persicum*).		**Вавилов** и **Якушкина, 1925.**

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены		Авторы
	42-хромос. группа	28-хромос. группа	
30. Форма куста.	1 ген.		Percival.
31. Окраска всходов:			
а) фиолетовая,	1 доминантный ген.		**Goulden, Neatby and Welsh, 1928.**
б) альбинизм.	3 рецессивных гена.	2 рецессивных гена.	**Smith and Harrington, 1929; Harrington and Smith, 1928.**
	5 пар однозначных генов.		**Сапегин Л. А., 1932.**
	Биологические признаки		
32. Озимый и яровой образ жизни (при определенных условиях среды).	Доминирует озимый образ жизни.		Spillman, 1909; Aamodt, 1923.
	Доминирует яровой образ жизни.		Nilsson-Ehle, 1915; Olson и др., 1920; Cooper, 1923; Nilsson-Leissner, 1925.
	2 рецессивных гена озимости.		Gaines, 1928; Stewart, 1931.
	Несколько однозначных рецессивных генов озимости. Расщепление идет нередко очень сложно; появляются формы более ранние, чем родители; числовые отношения не укладываются в простые схемы. Отмечено появление семей (F_3 и F_4), лишенных способности куститься.		Вавилов и Кузнецова, 1922.
33. Скороспелость (определенно связана с условиями среды).	1 доминантный ген.	1 доминантный ген.	**Biffen, 1905;** Florell, 1924; Clark, 1924.
	Несколько однозначных генов.		Nilsson-Ehle, 1911; **Freeman, 1918;** Thompson, 1918–1921; Bryan

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены		Авторы
	42-хромос. группа	28-хромос. группа	
			and Pressley, 1921; Stephens, 1927; Clark and Hooker, 1926; **Harrington, 1925.**
34. Зимостойкость (в определенных условиях среды).	Несколько однозначных генов.		Nilsson-Ehle, 1911—1913; Shafer, 1923; Åkerman, 1922; Mayer and Aamodt, 1927; Crepin, Alabouvette et Chevalier, 1930; Quisenberry, 1931.
35. Полегаемость.	1 рецессивный ген. 2 рецессивных гена.		Spillman, 1905; A. Howard and G. Howard, 1915.
	Несколько однозначных генов.		Nilsson-Ehle, 1913.
36. Осыпаемость.	2 доминантных гена.		A. Howard and G. Howard, 1912; Lewicki, 1928.
	1 рецессивный ген.		Miczynski, 1930.
37. Иммунитет:	1 доминантный ген.	1 доминантный ген.	Isenbeck, 1931.
а) к *Puccinia glumarum*,	1 рецессивный ген, несколько генов-модификаторов.		Biffen, 1905—1907; Armstrong, 1922; Watkins, 1927; Isenbeck, 1931; Вавилов, 1919.
	Несколько однозначных генов.	Несколько однозначных генов.	Nilsson-Ehle, 1911; **Engledow and Hutchinson, 1925;** Pesola, 1924; **Вавилов и Якушкина, 1925,** Hubert, 1932; Isenbeck, 1931; Rudorf, 1930—1933.
б) к *Puccinia triticina*,	1 доминантный ген.		Isenbeck, 1931; Mains, Leighty and Johnston, 1926; Waterhouse, 1930.
	1 рецессивный ген.		Backhouse, 1917; Mains и др., 1926.
	Несколько рецессивных генов.	Несколько рецессивных генов.	**Вавилов и Якушкина, 1925.**
в) к *Puccinia graminis tritici*,	1 рецессивный ген.		Pole Evans, 1911; Goulden, Neatby and Welsh, 1928; Harrington and Aamodt, 1928; Hayes, Stakman and Aamodt, 1925.

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены: 42-хромос. группа	Гены: 28-хромос. группа	Авторы
	1 доминантный ген.		Melchers and Parker, 1922; Quisenberry, 1931; Waterhouse, 1930.
	2 рецессивных гена.	1 рецессивный ген.	Hayes and Aamodt, 1923.
		2 рецессивных гена.	Clark and Smith, 1928; Waldron, 1921.
	Несколько доминантных и рецессивных генов.		Clark and Ausemus, 1928; Smith, 1927; **Harrington, 1925; Hayes, Aamodt and Stevenson, 1927; Mc Fadden, 1925;** Goulden, Neatby and Welsh, 1928; Quisenberry, 1931; Stewart, 1926—1929; Waldron, 1921, 1926.
	2 доминантных гена, 1 ген-ингибитор.		Neatby and Goulden, 1930.
	1 основной доминантный ген и несколько генов-модификаторов.		Puttick, 1921; Quisenberry, 1931.
г) к *Erysiphe graminis*,		Несколько доминантных генов.	**Вавилов, 1913—1919; Вавилов** и **Якушкина, 1925.**
	Несколько рецессивных генов.		
д) к *Tilletia tritici*,	Несколько рецессивных однозначных генов.		Gaines, 1920, **1925; Nieves, 1930;** Knorr, 1929.
	Несколько доминантных генов.		Gieske, 1929; Briggs, 1926—1933; Gaines and Singleton, 1926.
	1 рецессивный ген.		Churchward, 1931, 1932; Briggs, 1934; Thacher, 1921.
е) к *Ustilago tritici*,	1 рецессивный ген.		Pickenbrock, 1927; Grevel, 1930.
	Несколько однозначных генов.		Olson, 1920.
ж) к *Septoria tritici*,	1 рецессивный ген.		Mackie, 1929.
з) к *Fusarium*.	Ряд генов.		Christensen, 1927.

Таблица 3 (*продолжение*)

Признаки	Гены		Авторы
	42-хромос. группа	28-хромос. группа	
38. Редукционное деление.	Несколько пар рецессивных генов-дезорганизаторов.		Сапегин Л. А., 1933.
39. Образование диплоидных гамет.	Несколько пар генов, обусловливающих образование гигантских пыльцевых зерен.		Сапегин Л. А., 1933.
40. Образование перегородок в диадах и тетрадах.	Несколько пар генов, обусловливающих отсутствие перегородок между дочерними ядрами.		Сапегин Л. А., 1933.
41. Отсутствие конъюгации парасинаптического типа.	Несколько пар рецессивных генов, определяющих отсутствие конъюгации.		Сапегин Л. А., 1933.

Примечания. Данная сводка составлена на основании литературных и личных данных по нашим указаниям Т. К. Лепиным, О. К. Фортунатовой с нашими исправлениями и дополнениями. Выделенные полужирным шрифтом фамилии авторов и года относятся только к 28-хромосомной группе пшениц. Если ген установлен при скрещивании разнохромосомных пшениц, то это обозначается в таблицах сплошной строкой через графу 42- и 28-хромосомных пшениц.

мосомных пшениц по тем же признакам установлено приблизительно 130 генов. Эти подсчеты, естественно, не точны, так как в случаях полимерных признаков точное установление генов является делом чрезвычайно трудным, и пока мы имеем только приближенные результаты. При установлении генетики таких признаков, как вегетационный период, обычно недоучитывалась роль внешних условий в выявлении признаков и числовых отношений при расщеплении.

Основным дефектом всех генетических исследований пшеницы, так же как и других растений, является случайный выборочный материал, с которым имели дело исследователи. Обычно все генетические исследования проводятся на материале, который случайно был в распоряжении исследователя, без учета всего огромного эколого-географического разнообразия, которым фактически представлены виды пшениц. Многие авторы, в особенности в прошлом, слабо различали самые виды пшениц (см., например, Freeman). Оправданием этому отчасти служит то, что дифференциальное ботанико-географическое исследование видов пшеницы в мировом масштабе проведено только в течение последних 10 лет и резкая дифференциация видов по хромосомам проведена лишь сравнительно недавно. Огромный материал из стран первичной культуры пшеницы, как Абиссиния, Афганистан, Индия, Средиземноморские страны, как правило, отсутствовал в работе генетиков и селекционеров, поэтому все

установления современной генетики пшениц приходится принимать пока только как первое приближение. Сравнительная генетика видов пшеницы почти не разработана.

Тем не менее уже в настоящее время мы имеем ряд генетических установлений первостепенного значения, которые должны быть основой в практической селекции.

Прежде всего выяснен генетически ряд качественных признаков, подчиняющихся при наследовании простым менделевским схемам, выявляя совершенно отчетливо расщепление, укладывающееся в обычные моно-дитригибридные схемы. Таковы признаки остистости, безостости, гладкоостости, окраски зерна, окраски колоса, опушение колоса, присутствие и отсутствие язычка (ligula). Некоторые из этих признаков имеют не малое значение и для практической селекции.

В этих исследованиях намечается интересная правильность, которая должна быть подтверждена еще дальнейшими исследованиями, именно, что гексаплоидные пшеницы, т. е. типа мягких пшениц с 42 хромосомами, характеризуются бо́льшим числом генов, чем группа твердых пшениц с 28 хромосомами, для одних и тех же признаков. Так, например, лигульность, или наличие язычка, у мягкой пшеницы обсуловливается двумя генами, а у твердых пшениц одним геном. То же относится к окраске колоса: у мягких пшениц имеется два доминантных гена, определяющих красную окраску колоса, у твердых — один ген. То же относится и к окраске зерна.

Учитывая кратные наборы хромосом и возможность их дубликации, мы не исключаем вероятность наличия парных генов у гексаплоидных пшениц, что должно быть связано с гомологичностью хромосом. Во всяком случае эти факты генетических различий поведения отдельных хромосомальных групп пшениц представляют большой интерес и подлежат дальнейшей разработке ввиду их большого как практического, так и теоретического значения. Необходимо привлечь к исследованию также группу однозернянок, поскольку она выявляет большое внутривидовое разнообразие форм.

Новейшие исследования В. А. Поддубной и цитологической лаборатории ВИРа (1935) показали, что в пределах 28-хромосомных пшениц хромосомы не повторяют друг друга, т. е. имеет место не автоплоидия, а аллоплоидия. Этот факт исключительно важен для генетики пшеницы. Мягкие пшеницы подлежат дальнейшему изучению.*

Признаки количественные, как длина колоса, число колосков, высота растения, длина чешуй, величина зерна обусловливаются обыкновенно несколькими генами, или однозначными (в том случае, если на-

* Данные не опубликованы. Сообщаем на основании просмотра цитологических препаратов, любезно продемонстрированных нам В. А. Поддубной.

блюдается явление полимерии), или разнозначными. Исследования последних лет заставляют все более и более учитывать взаимодействие генов: в том случае, если один и тот же признак обусловливается несколькими генами, совместное действие их далеко не всегда соответствует арифметическому среднему.

То же самое относится к физиологическим признакам, большинство из которых определяется несколькими генами.

В некоторых случаях, как например в отношении иммунитета к желтой, бурой и черной ржавчинам, наблюдается довольно отчетливо явление полимерии. Нильссон-Эле в своих классических исследованиях, проведенных над пшеницей, пришел к выводу, что иммунитет и, обратно, восприимчивость к желтой ржавчине, так же как и некоторые другие признаки, например холодостойкость, определяются несколькими однозначными генами. Точно число генов он не мог определить. К таким же выводам в отношении иммунитета пришлось прийти и нам при работе с пшеницей в отношении мучнистой росы и желтой ржавчины.

Исследование таких физиологических признаков, как яровой и озимый образ жизни, указывает обычно не только на проявление полимерии, но и на наличие неоднозначных генов. В свете учения о стадийности, о зависимости определенных стадий от внешних условий такой вывод является естественным. Вопреки старым предположениям Биффена и других авторов о наличии простых менделевских отношений в явлениях иммунитета, новейшие исследования обнаруживают значительно бо́льшую сложность их, тем более что внутривидовой состав паразитов оказался гораздо более сложным, чем это знали в прошлом. Генетические исследования физиологических и количественных признаков показывают наличие большого числа генов, определяющих сортовые различия. Уже самое наличие в природе множества мелких наследственных различий по длине колоса, длине зубцов, размеру листьев свидетельствует о большом числе соответствующих генов.

В особенности число таковых должно быть велико в отношении таких признаков, как иммунитет, ибо, как известно, у одной только пшеничной стеблевой ржавчины (*Puccinia graminis tritici*) в настоящее время выделено до 150 физиологических рас, различно относящихся к отдельным сортам.

Тем не менее по всем этим признакам проходит, как правило, при скрещивании явное расщепление. Отдельные случаи как бы поглощения признаков, например при скрещивании персидской пшеницы с твердой пшеницей по признаку зубца, при невыявлении во 2-м, 3-м и 4-м поколениях исходной родительской формы чешуи с клювовидным заострением,* возможно, объясняются наличием большого числа генов, хотя все же факты требуют дальнейшего исследования.

---

* Имело место в наших опытах. (См.: Вавилов и Якушкина, 1925).

Таблица 4

Плейотропное действие генов у пшениц

Год	На какие признаки действует	Авторы
42-хромосомные (гексаплоидные)		
1. Ген компактности C.	1) Длина колоса. 2) » » 3) » » 4) » » 5) Число зерен. 6) Длина остей. 7) » соломины.	Сапегин Л. А. и сотрудники, 1916—1922; Gaines, 1917.
2. Ген спельтоидности S.	1) Длина колоса. 2) Ломкость. 3) Трудность обмолота. 4) Плотность чешуй. 5) Узость колоса.	Kajanus, 1923; Nilsson-Leissner, 1925; Филипченко, 1934.
3. Гены-удлинители колоса L.	1) Длина колоса. 2) Число колосков. 3) Длина чешуи. 4) » зерна.	Nilsson-Ehle, 1911; Kajanus, 1923; Arciszewski, 1924, и ряд других авторов; Филипченко, 1934.
4. Гены-модификаторы генов M_P и M_C и однозначные факторы формы колоса P.	1) Длина колоса. 2) Число колосков.	Филипченко, 1934.
5. Гены формы колоса E.	1) Длина колоса. 2) » чешуи. 3) зерна.	Филипченко, 1934.
6. Ген скверхедности типа *compactum* q.	1) Уплотнение верхушки колоса. 2) Высота растения. 3) Длина чешуи. 4) » зерна.	Филипченко, 1934.
7. Ген скверхедности типа *vulgare* k.	1) Уплотнение верхушки колоса. 2) Высота растений.	Филипченко, 1934.
8. Ген черной окраски колоса G.	1) Черная окраска колоса. 2) Опушение колоса.	Kajanus, 1923.
28-хромосомные (тетраплоидные)		
9. Основной ген польской пшеницы P.	1) Длина чешуи. 2) » колоса. 3) Число колосков. 4) Длина зерна. 5) » остей.	Лепин, 1932; Backhouse, 1918; Engledow, 1920—1923.

Таблица 4 (*продолжение*)

Год	На какие признаки действует	Авторы
9. Основной ген польской пшеницы P.	6) Длина зубца. 7) Опушение колоса. 8) Окраска колоса и 9 других второстепенных признаков.	
10. Ген черной окраски колоса (у *T. persicum*).	1) Черная окраска колоса 2) Опушение колоса.	Вавилов и Якушкина, 1925.

Во всяком случае, число генов, различающих виды и сорта пшеницы, должно быть исключительно большим и определяемым тысячами. Об этом наглядно свидетельствует самое число видов пшеницы, наличие резкой дифференциации видов, обособление отдельных географических групп и огромное разнообразие форм внутри видов, о котором дают представление вышеприведенные таблицы наследственной изменчивости видов. Если бы подтвердилась концепция Харланда о том, что отдельные виды не имеют идентичных генов (что, заметим, нам представляется мало вероятным), то пришлось бы говорить о совершенно исключительно больших числах генов пшеницы.**

Ряд генов пшеницы проявляет плейотропное действие. Так, исследования Ю. А. Филипченко и Т. К. Лепина показывают, что ряд генов действует одновременно на длину колоса, на длину чешуй, на длину зерна и на число зерен и даже на длину остей и соломины. Гены-удлинители колоса в ряде скрещиваний определяют и число колосков, и длину чешуи, и длину зерна. У *T. persicum*, как показано нами, черная окраска колоса неразрывно связана с опушением колоса. У польских пшениц (Т. К. Лепин) весь комплекс вида выявляет определенно плейотропное действие одних и тех же генов. Одни и те же гены действуют и на консистенцию чешуй, и на размер органов.

Наряду с плейотропией несомненно имеют место и явления сцепления генов. Ю. А. Филипченко установил сцепление генов безостости и генов скверхедности, генов безостости и генов спельтоидности. Каянус установил отталкивание между гаметами, несущими гены опушения и окраски колоса (отношение гамет 1 : 15 : 15 : 1). По-видимому, сцепление бывает чаще в группе видов с 28 хромосомами, чем в группе с 42 хромосомами, что и должно быть, исходя из хромосомной теории наследственности.

** В последней работе Харланда в «Journal of Genetics» (v. 30, № 3, 1935) автор устанавливает гомологичные гены окраски цветка у азиатских и американских хлопчатников.

Сцепление генов у пшениц

Ген безостости и ген спельтоидности
N S
% перекреста
33%

Kajanus, 1926; Nilsson-Leissner, 1925; Meyer, 1925; Nilsson-Ehle, 1927; Watkins, 1929; Филипченко, 1934.

Ген безостости и ген скверхедности
N Q
% перекреста
35%

Филипченко, 1934.

Ген остистости и ген остистости (?)
A T
% перекреста
35%

Stewart, 1926—1928.

Обратное сцепление

Ген опушения и ген красной окраски
H B
Отношение гамет
1 : 15 : 15 : 1

Kajanus, 1923.

Ген черной окраски B, не связанный с опушением, и ген опушения H
Отношение гамет
1 : 3 : 3 : 1

Engledow, 1914.

Почти абсолютное сцепление

Ген опушения узлов и ген остистости — Love and Craig, 1923.

Тип *polonicum* и белый колос, фиолетовая окраска зерна и белая окраска колоса, черная окраска остей и опушенность колоса, короткоостость и тип *T. turgidum abyssinicum* — Вавилов и Пальмова.

Карта первой хромосомы мягких пшениц

Q	35%	N	33%	S
ген скверхедности		ген безостости		ген спельтоидности (по Филипченко, 1934).

В отношении ряда признаков наряду с основными генами установлено наличие действия генов-модификаторов. Такие гены установлены в отношении длины и формы чешуй; у польской пшеницы гены-модификаторы обнаружены в отношении стекловидности зерна и рыхлости колоса.

Что касается явления рецессивности и доминантности у пшениц, то для некоторых признаков оно проходит совершенно отчетливо и им приходится постоянно пользоваться в селекции. Остистость, как правило, у огромного большинства форм является рецессивным признаком; черная и красная окраски доминируют над белой; красное зерно доминирует над белым; опушение колоса доминирует над гладкими чешуями. В отношении других признаков, в особенности количественных, отношения более сложны. Признак, доминирующий у одних форм, у одних сортов, у других будет рецессивным. Такие явления особенно часты в отношении иммунитета к грибным заболеваниям. При учете доминирования и рецессивности физиологических признаков особенно существенно учитывать условия развития растений.

По сравнению с дрозофилой и даже кукурузой пшеница генетически изучена недостаточно. Большое число хромосом у мягкой и твердой пшениц делает составление генетических хромосомальных карт весьма затруднительным. Необходим новый огромный дополнительный экспериментальный материал по этому разделу. В особенности в этом отношении заслуживает внимания исследование видов с 28 хромосомами. Первоочередной задачей является сравнительное изучение генетики отдельных видов.

ПОДБОР РОДИТЕЛЬСКИХ ПАР ПРИ СКРЕЩИВАНИИ

Огромное разнообразие форм пшеницы, обнаруженное в последние годы, ставит на очередь выяснение наиболее целесообразных сочетаний для решения практических задач в селекции. Практически селекционеру приходилось до последнего времени, да еще и теперь иметь дело преимущественно с внутривидовой гибридизацией. Подавляющая масса ценных сортов, выведенных путем скрещивания, представляет собой результат сочетания различных форм мягкой пшеницы, в отдельных случаях с привлечением близких видов, как *T. compactum* и *T. spelta.*

Несмотря на сотни генетических исследований, к сожалению, вопрос о подборе пар разработан недостаточно. Теории подбора пар, за исключением взаимоотношения видов, до сих пор по существу не было. Селекционер брал для скрещивания имевшиеся у него сорта, основываясь на глазомерном подборе по интересовавшим его признакам. Какой-либо ясной закономерности в подборе пар в прошлом не установлено, каждый селекционер шел своим путем.

Колоссальный опыт мировой селекции по пшенице остался разрозненным. Точного учета всей мировой селекционной работы, даже по важнейшему хлебу земли, до сих пор не было.

Позволим себе сделать первую попытку учета мирового опыта. Сделать это не легко; бо́льшая часть селекционных сортов выведена в значительной мере фирмами с обычными для них секретами. В этом отношении лучше дело обстоит с работой опытных станций, хотя и здесь работа далека от научного идеала. Сама сортовая номенклатура пшениц до недавнего времени представляла абракадабру: в редких случаях указывается на основное географическое происхождение исходных форм. Источником сортов для селекционных питомников опытных станций до недавнего времени были семенные фирмы. Известная немецкая фирма Гааге и Шмидт снабжала до недавнего времени ассортиментом все станции. С этого начали работать и многие наши селекционные учреждения.

Для выяснения путей получения наиболее удачных сочетаний пшеницы возьмем 50 наилучших сортов, выведенных путем гибридизации в различных странах, для которых имеются точно документированные родословные. По счастью, для многих наиболее ценных сортов эти родословные имеются.

Начнем с Канады.

На приведенных ниже таблицах даны родословные лучших сортов Канады, как Маркиз, Престон, Прелюд, Гарнет, Риворд. Сорт Маркиз является самым крупным достижением мировой селекции, выделяясь исключительными качествами в условиях Канады и севера Соединенных Штатов именно превосходным округлым зерном с большим выходом муки превосходного качества, прочной соломой, непоражаемостью желтой ржавчиной, неосыпаемостью, сравнительной засухоустойчивостью в условиях Канады и достаточной скороспелостью для основных районов своего возделывания. Маркиз ныне занимает около 70% всей площади под пшеницей в Канаде, определяемой в 11 млн га. Другой новейший канадский сорт Риворд, выведенный Ньюманом в Оттаве, отличается от Маркиза большей скороспелостью. На нем основано продвижение пшеницы к северу Канады, и им же занято в настоящее время около 10% всей площади под пшеницей в этой стране.

Как можно видеть, родословные канадских селекционных сортов очень сложны. Значительную долю участия в образовании канадских сортов приняли отдаленные географические формы, как наши сибирские и европейские скороспелые яровые сорта, такие, как Онега, Ладога, скороспелки из Северо-Западной Индии. С другой стороны, в формировании их приняли участие европейские формы, галицийские сорта. Родословные канадских сортов показывают наглядно сложность процесса создания хорошего сорта, необходимость сложных повторных скрещиваний.

Маркиз начинает свою родословную с 1892 г.; селекцию начал Саундерс-отец, закончил ее Саундерс-сын, впервые в 1903 г. выделивший из 10-го или 11-го поколения гибридов Маркиз.

К сожалению, даже для первоклассного сорта Маркиз родословная проработана недостаточно, и только в основном известно участие в качестве исходных родителей индийских и галицийских форм. Как шел процесс расщепления, в каком масштабе в смысле чисел растений шла работа, осталось неизвестным.

Канадская практическая селекция показывает тем не менее наглядно, что огромные достижения получены на основе широкого привлечения различных географических рас в пределах видов мягких пшениц и на подборе для скрещивания различных экологических типов, а также на основе строгого отбора по качеству зерна. Последнее обстоятельство особенно характерно для Канады, работающей преимущественно на мировой рынок. Лучшее качество зерна, по-видимому, заимствовано Канадой от сортов Индии.

Примерно таким же образом у нас выведен В. Е. Писаревым самый северный сорт пшеницы Новинка, доходящий в культуре до 65° с. ш. (Соловки), в создании которого приняли участие канадские сорта Прелюд и Престон.

В Соединенных Штатах Америки ряд ценных озимых форм получен путем скрещивания наших крымских и украинских сортов между собой. Ряд новых сортов в последние годы выведен при помощи междувидовой гибридизации, на чем остановимся ниже.

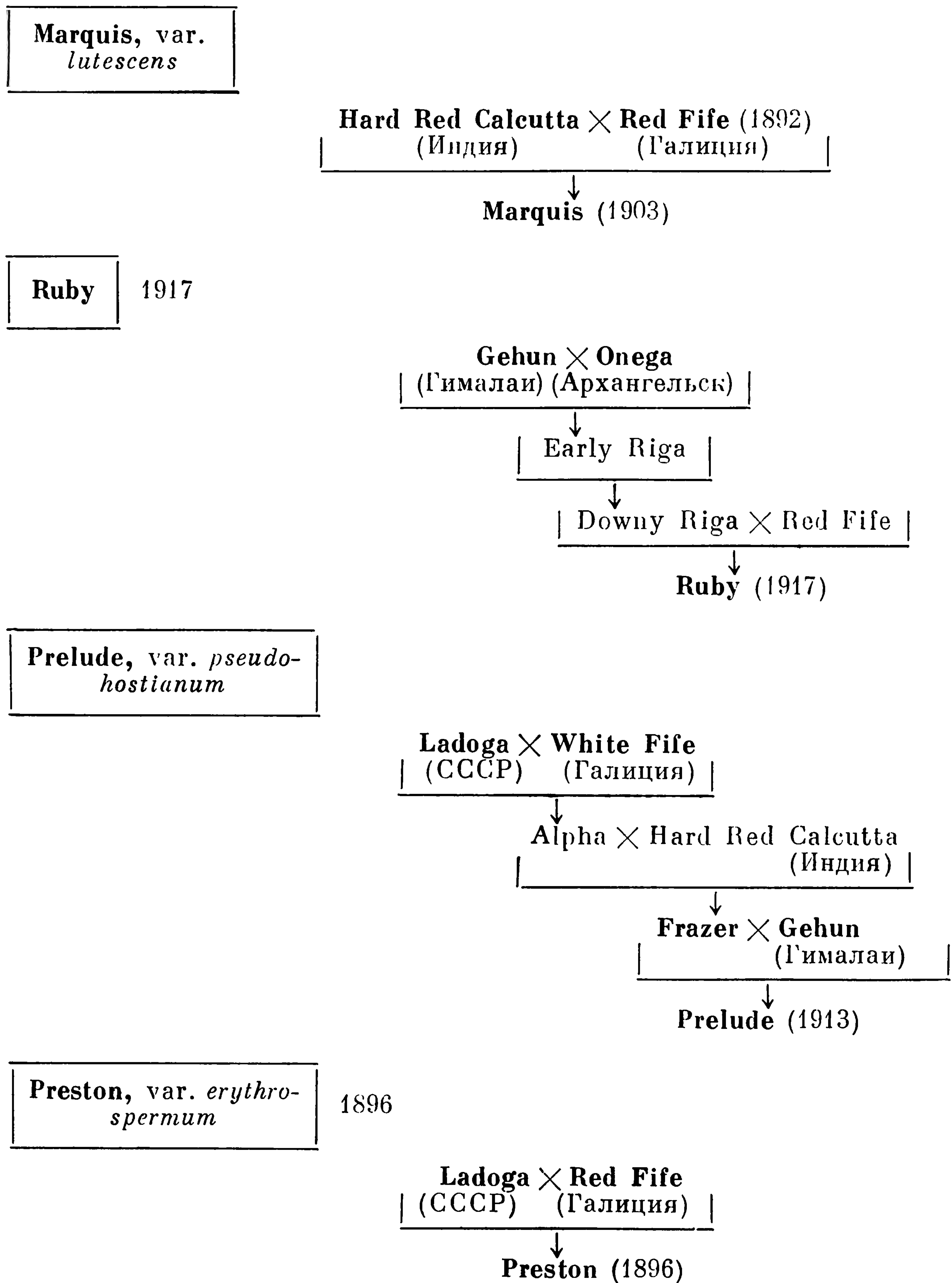
В селекции Соединенных Штатов решающую роль сыграли наши украинские и крымские озимые формы. Основные массивы озимой пшеницы в США представлены нашими обычными украинскими формами или гибридами между ними. Таковы Минтурки, Минхарди. Некоторые из американских сортов сохранили даже русские названия, как Харьков

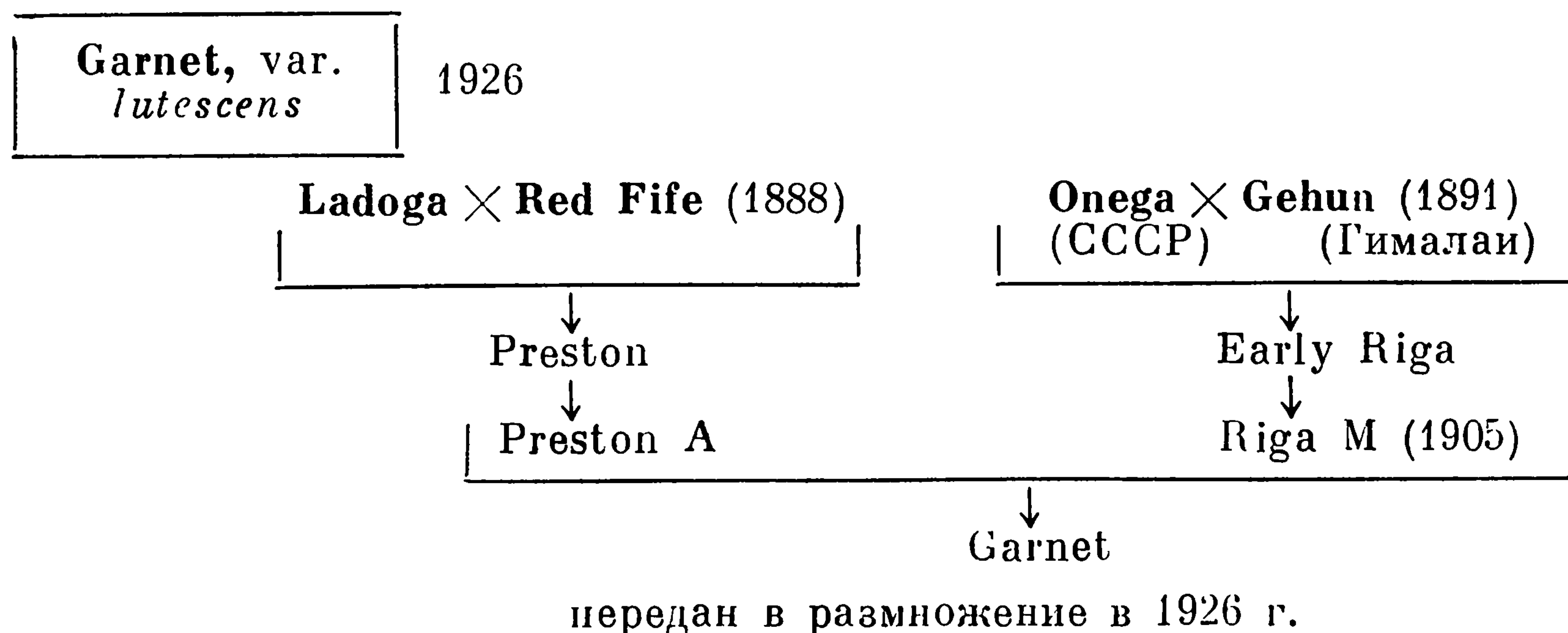
Исключительный интерес представляет селекционная практика Австралии. Вероятно, ни одна страна в мире не провела за последнее десятилетие такой широкой гибридизационной работы, как Австралия.

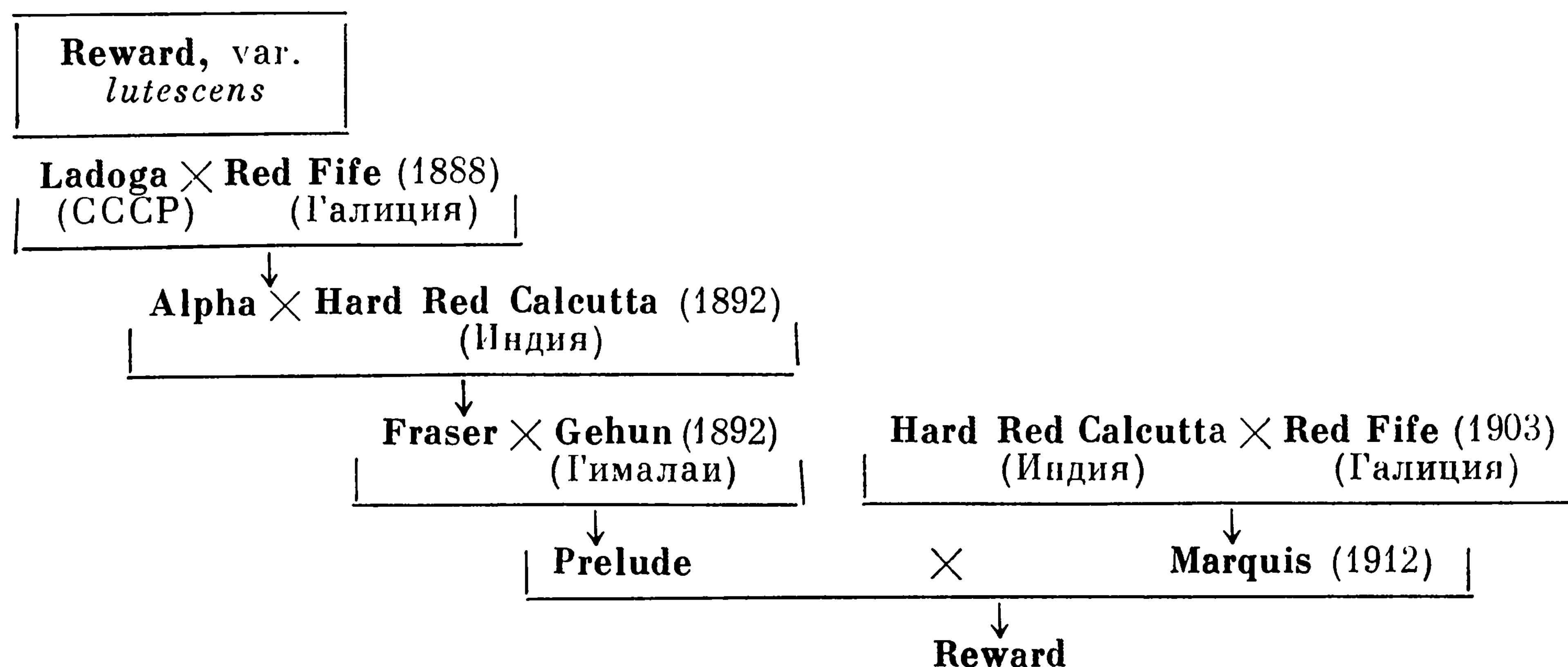
По суровости климатических условий Австралия может конкурировать с Советским Союзом. Обычные урожаи здесь ниже средних нашей страны. Засуха, ржавчина, головня, короткий вегетационный период — вот основные условия, в которых приходилось вести селекционную работу в Австралии. Это обстоятельство заставило прежде всего перебрать мировое разнообразие форм. Отсутствие готового сорта для этих своеобразных суровых условий заставило пойти по пути скрещивания, подыскивая необходимые компоненты. Особенно много сделано в конце XIX в. выдающимся австралийским селекционером Фаррером. Основной исходный материал брался преимущественно из Соединенных Штатов Северной

РОДОСЛОВНАЯ ГИБРИДНЫХ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ КАНАДЫ

(выведенных В. и Ч. Саундерсами и Ньюманом)

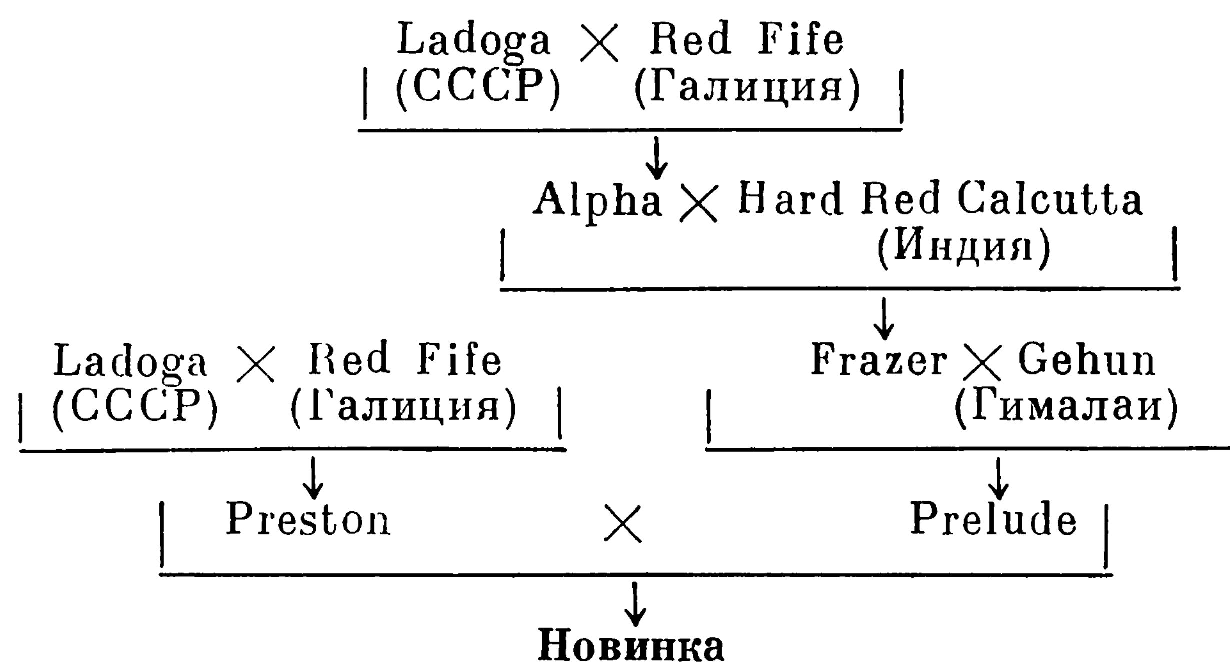






РОДОСЛОВНАЯ ГИБРИДНОГО СОРТА ПШЕНИЦЫ НОВИНКА

(Выведен В. Е. Писаревым, Всесоюзный институт растениеводства)



РОДОСЛОВНАЯ ГИБРИДНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ США

Hope 1925

(Селекционер Мак Фадден)

Jaroslav Emmer (*T. dicoccum*) × **Marquis** (*T. vulgare*)
(СССР)

↓

Hope
H — 44

(устойчивы к *Puccinia graminis* f. *triticina*, к пыльной и вонючей головне, характеризуются хорошими мукомольными качествами)

Marquillo 1926

(Селекционер Хейс)

Marquis (*T. vulgare*) × **Jumillo** (*T. durum*)

↓

Marquillo

Гибриды мягкой пшеницы

Ceres 1925

(Селекционер Волдрон)

Marquis × **Kota**
(СССР)

↓

Ceres

Minturki 1919

(Селекционер Хейс)

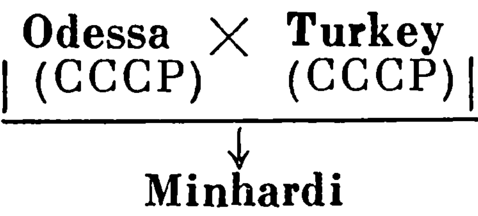
Odessa × **Turkey**
(СССР) (СССР)

↓

Minturki

Minhardi 1920

(Селекционер Хейс)

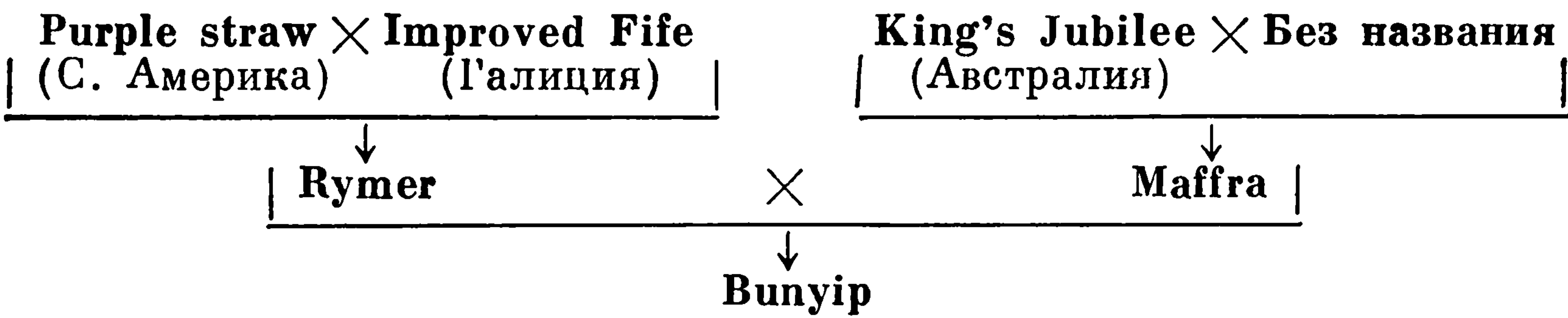


РОДОСЛОВНАЯ ГИБРИДНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦ АВСТРАЛИИ

(Мягкие пшеницы)

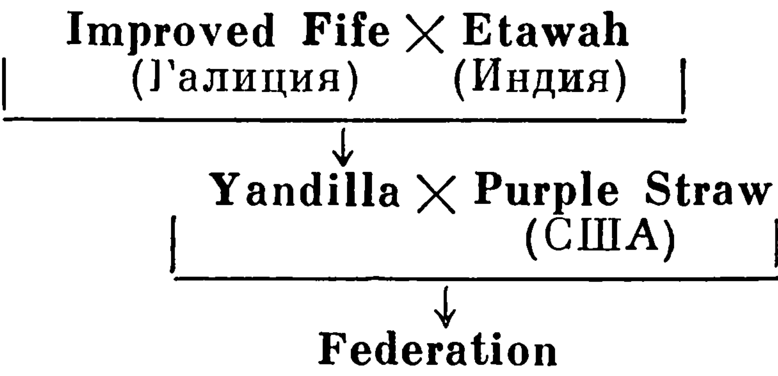
Bunyip

(Селекционер Фаррер)



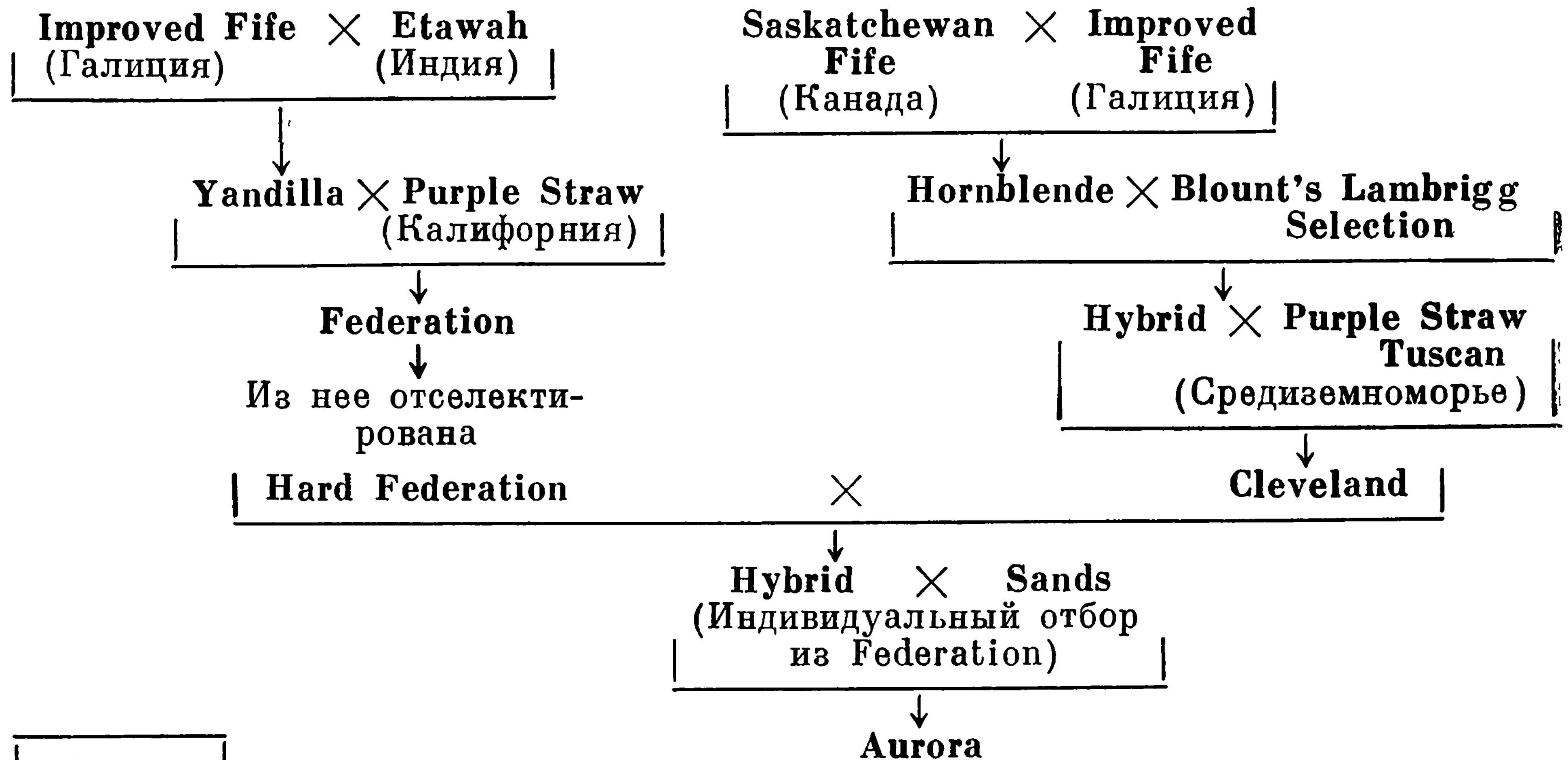
Federation

(Селекционер Фаррер)



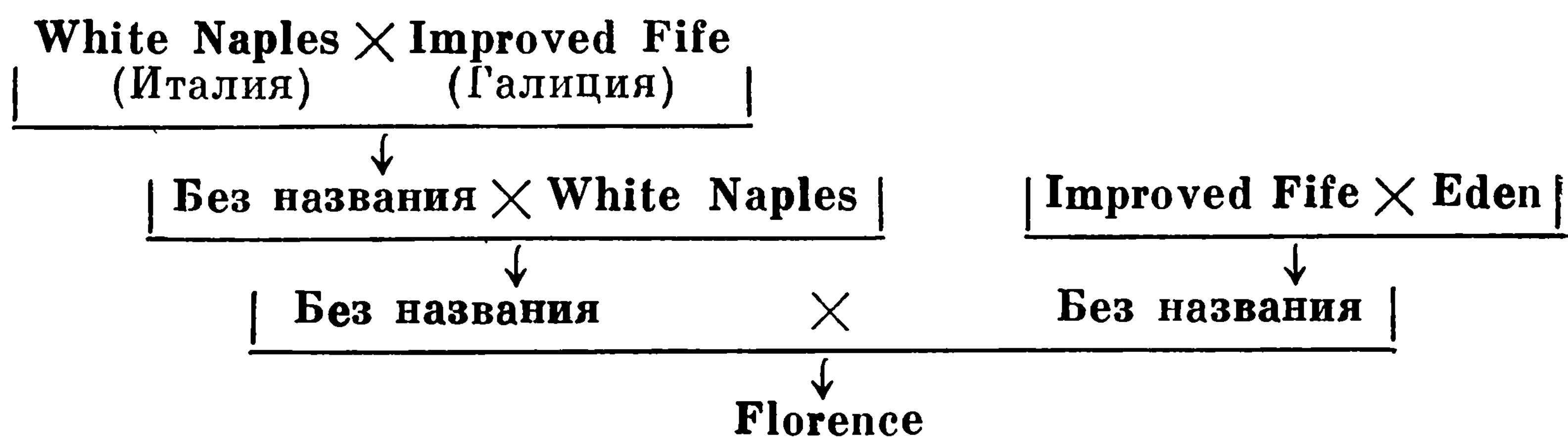
Aurora

(Селекционер Фаррер)



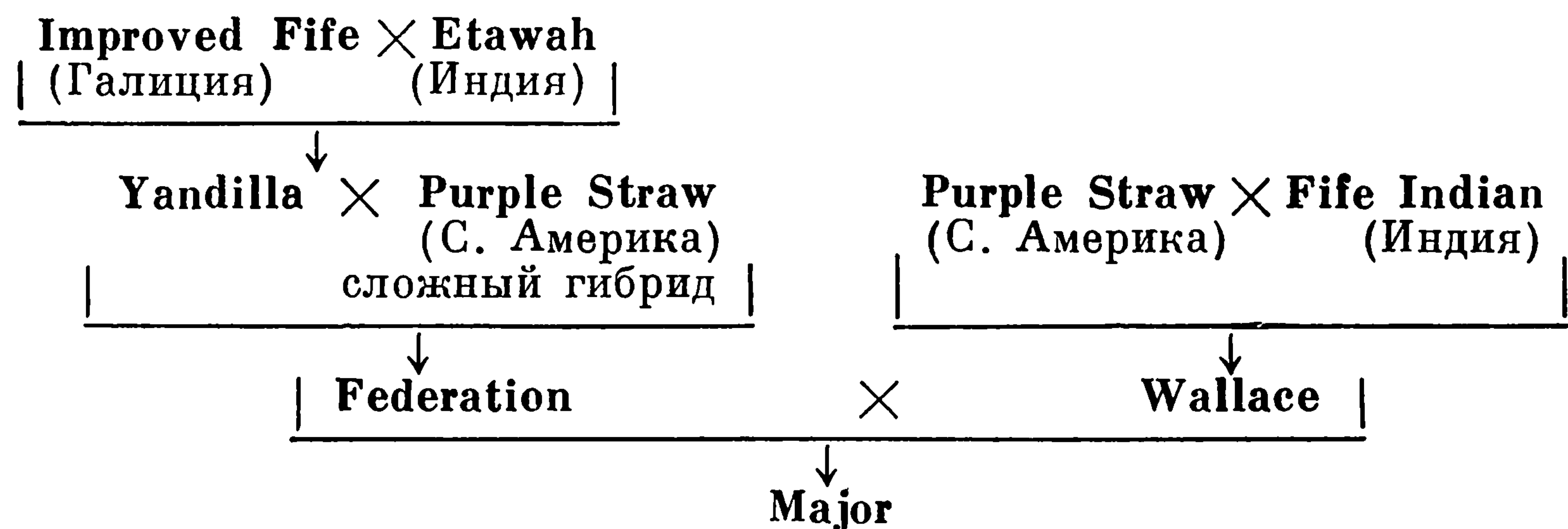
Florence

(Селекционер Фаррер)



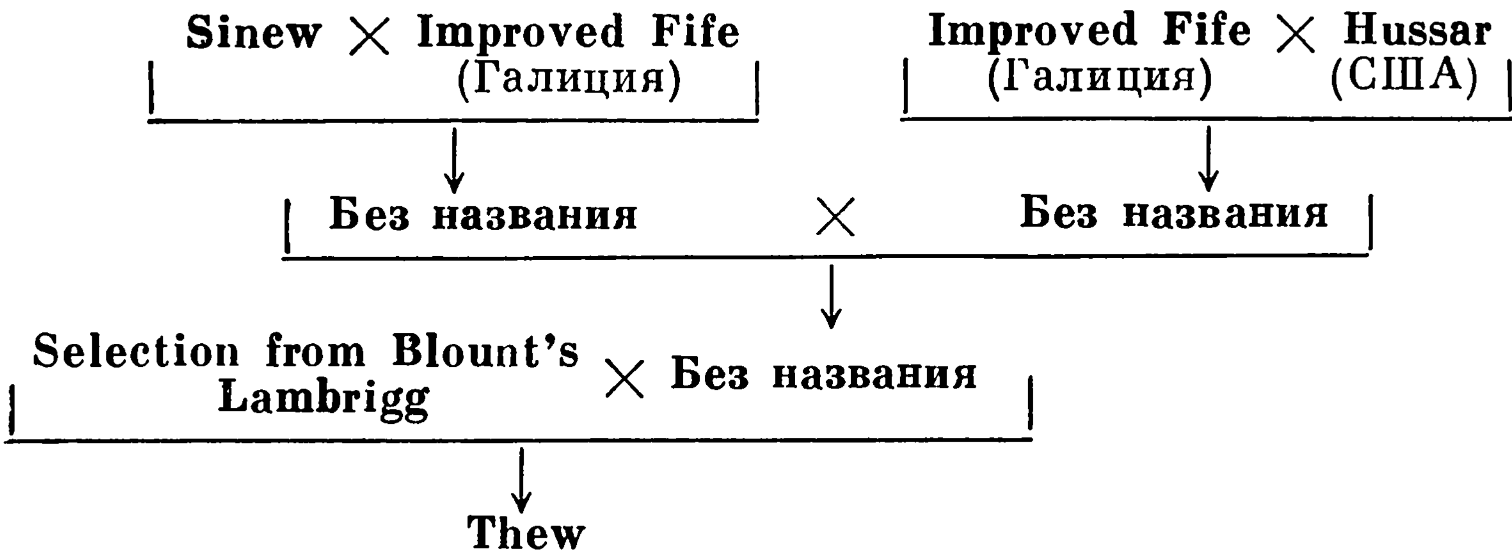
Major

(Селекционер Пай)



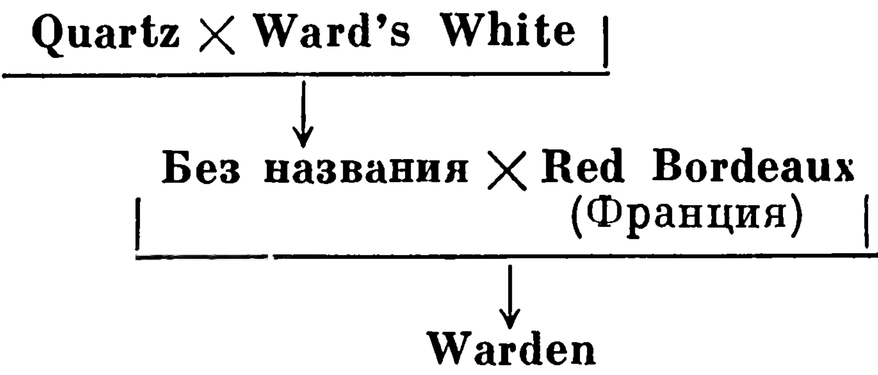
Thew

(Селекционер Фаррер)



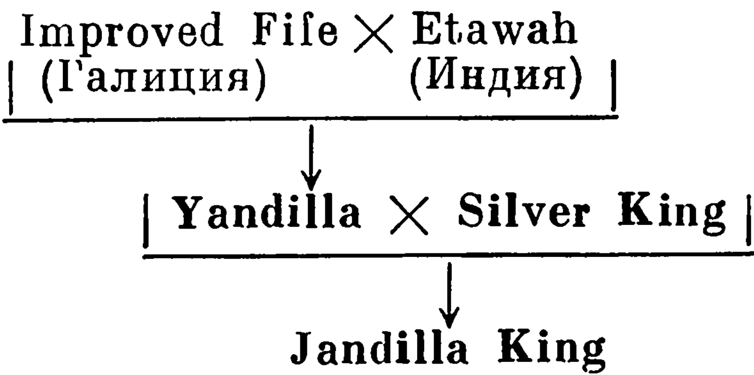
Warden

(Селекционер Пай)



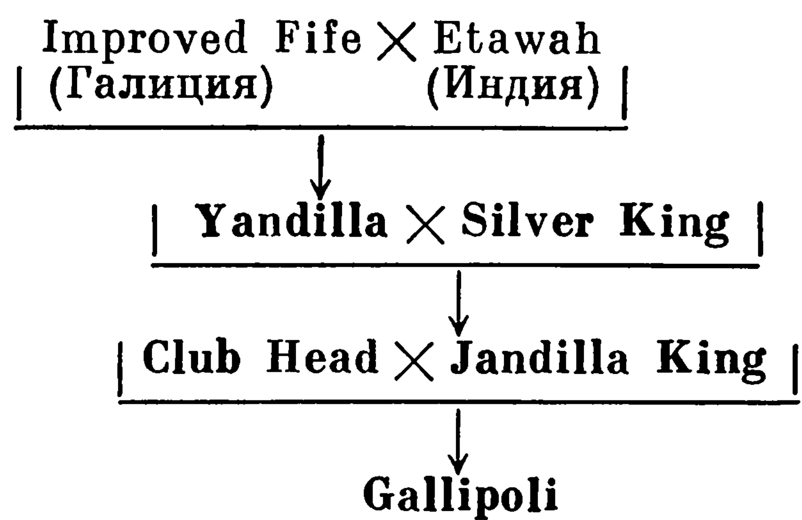
Jandilla King

(Селекционер Р. Маршал)



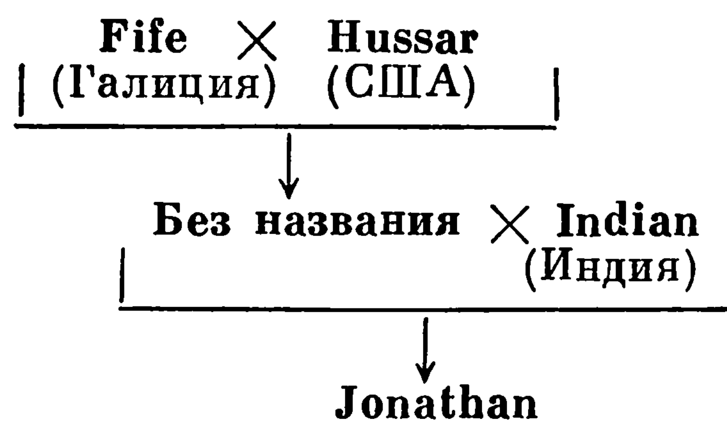
Gallipoli

(Селекционер А. Ричардсон)

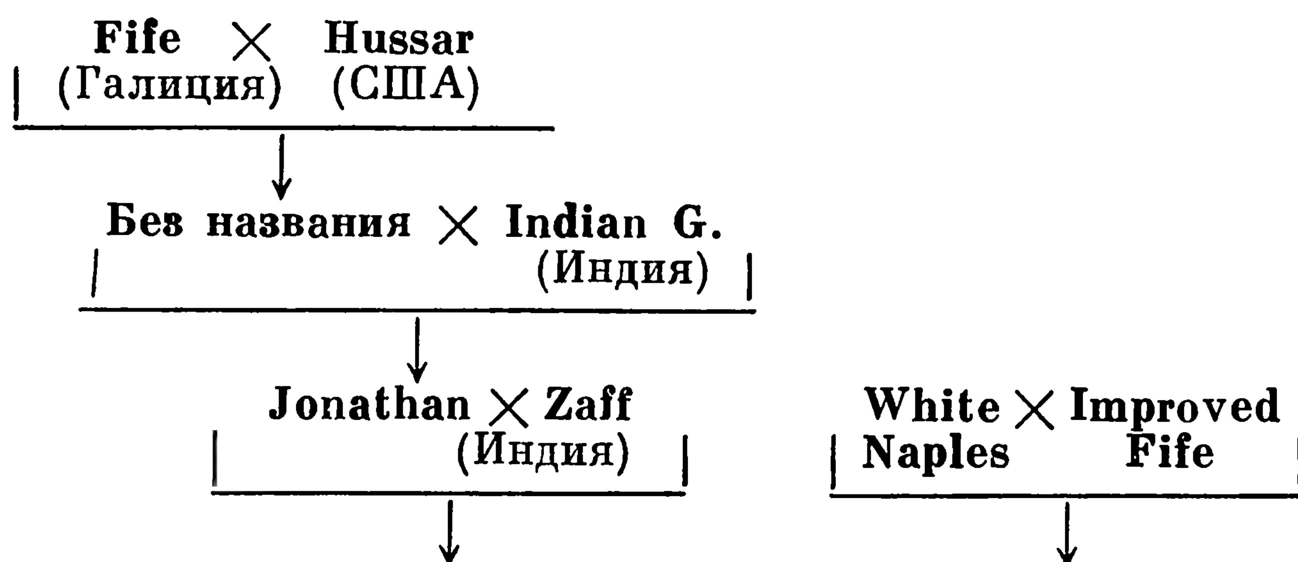


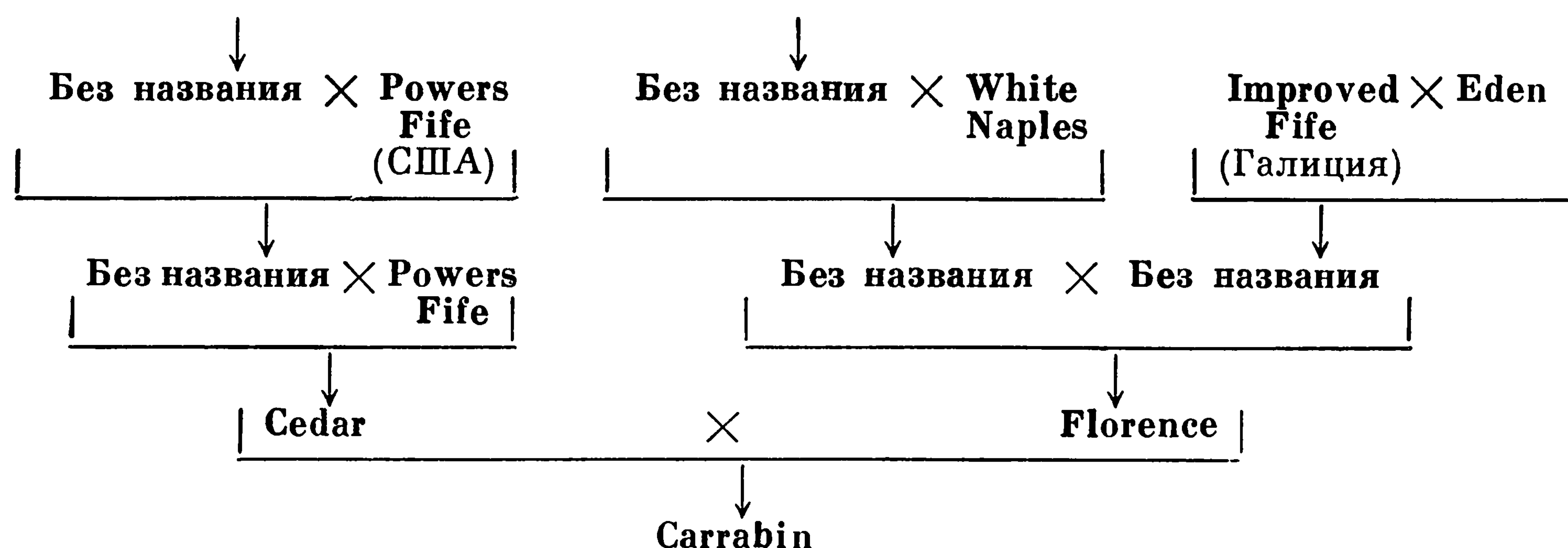
Jonathan

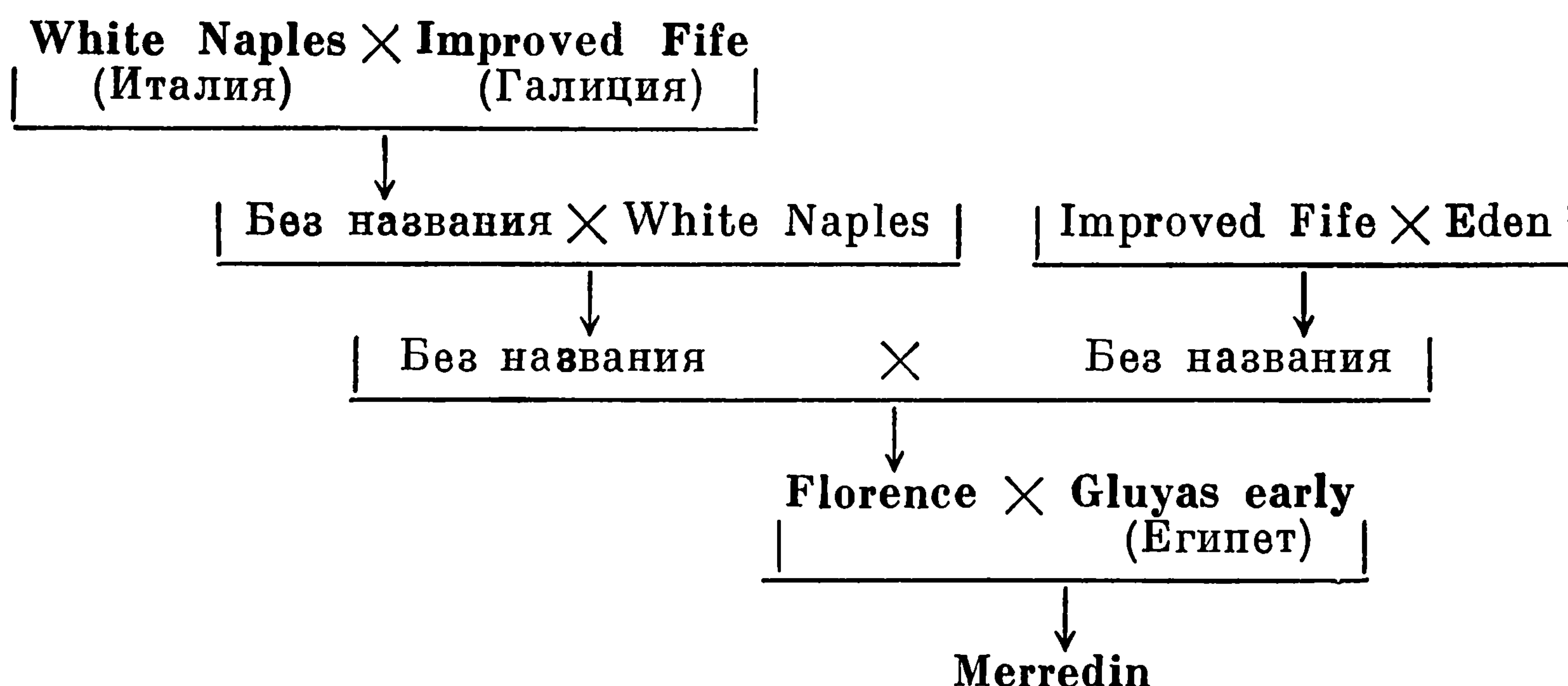
(Селекционер Фаррер)



Carrabin







Америки, из Канады, из Индии, из крупных стран — производителей пшеницы. Были проделаны буквально тысячи разных скрещиваний и таким образом выведены сотни сортов. По счастью, Австралия имеет сравнительно удовлетворительную документацию своей селекционной работы.

Просматривая многочисленные родословные австралийских гибридных сортов (McMillan, 1933), можно опять-таки наглядно видеть решающую роль в выработке подходящего типа различных географических рас. Мы опять видим и здесь участие индийских скороспелых форм, русских, средиземноморских сортов мягкой пшеницы. Один из замечательных сортов Federation, выделенный Фаррером в 1901 г. и до сих пор не потерявший своего значения, получен от скрещивания галицийской, индийской и калифорнийской пшениц. Еще более сложно происхождение другого ярового сорта, выведенного Фаррером, Aurora, пре-

красно идущего в Швеции и у нас на севере. В создании его приняли участие Federation, сорт Cleveland — сложный гибрид американских пшениц, и сорт Sands — одна из линий Federation.

Как правило, подбор двух родительских форм еще не определяет получение необходимого сорта. Нередко в формировании селекционного сорта принимают участие 4—5 и большее число исходных типов. Смешиваются как бы самые разнообразные типы из разных концов земного шара, которые в конце концов дают необходимые сочетания. К сожалению, нет данных о числах растений, о масштабе работы, о процессе расщепления, для того чтобы проследить весь процесс создания сорта. Во всяком случае, совершенно определенно лучшие селекционные сорта Австралии представляют собой результаты сложных сочетаний различных географических типов.

В Италии большой интерес представляет гибридизационная работа Института, возглавляемого выдающимся селекционером Стрампелли, создавшего ряд превосходных сортов, ныне широко возделывающихся как в самой Италии, так и за ее пределами. Особенно выделяется его сорт Ардито. Из Италии этот сорт распространился в Аргентину, Чили, Францию и ныне занимает миллионы гектаров. Основной дефект его — осыпаемость. В родословной его приняли участие английские пшеницы типа скверхед, итальянские местные формы типа Риети, и решающую роль в формировании Ардито сыграл японский сорт Акагомуги, придавший ему оригинальный облик, низкорослость, ярко-желтую окраску и легкую осыпаемость, свойственную японским пшеницам. Характерным для итальянской селекции в последнее время является решающая роль японских сортов.

Фирма Вильморен и Андрие во Франции ведет около 60 лет большую гибридизационную работу по пшенице, сравнительно удовлетворительно документируя ход селекционного процесса. В качестве компонентов в формировании селекционных сортов Франции, как можно видеть из приводимых таблиц, решающую роль сыграли наряду с местными сортами английские скверхеды. Некоторую роль в улучшении французских сортов сыграли также русские пшеницы.

Наиболее крупными достижениями Вильмореновской селекции являются сорта Вильморен 23, Вильморен 27. К сожалению, и в работе Вильморен отсутствует научно поставленный учет процесса расщепления и самое происхождение исходных сортов не связано с определенными географическими данными, с экологической характеристикой.

Английские селекционные сорта новейшего времени созданы преимущественно с участием старых скверхедов, скрещенных с русскими сортами. Таким образом, Биффеном выведен сорт Little Joss от скрещивания Squarehead Master с русской гиркой. Довольно распространенный сорт

РОДОСЛОВНАЯ ГИБРИДНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦ ИТАЛИИ

(Мягкие пшеницы)

| Carlotta Strampelli | 1905

(Селекционер Стрампелли)

Schireff (Шотландия) × Bordeaux (Франция)
↓
Rieti (Италия) × Massy
↓
Carlotta Strampelli

| Ardito Strampelli | 1916

(Селекционер Стрампелли)

Squarehaed (Англия) × Zelund (Голландия)
↓
Spyk × Squarehead (Англия)
↓
Wilhelmina (Голландия) × Rieti (Италия)
↓
Ibrido 21 × Akagomughi (Япония)
↓
Ardito Strampelli

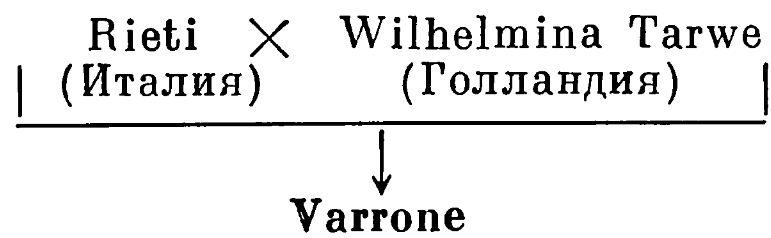
| Zara |

(Селекционер Стрампелли)

Noé (Франция) × Blé Shireff (Шотландия)
↓
Gros Bleu × Chiddam d'automne (Англия)
↓
Hâtif Inversable (Франция) × Rieti (Италия)
↓
Zara

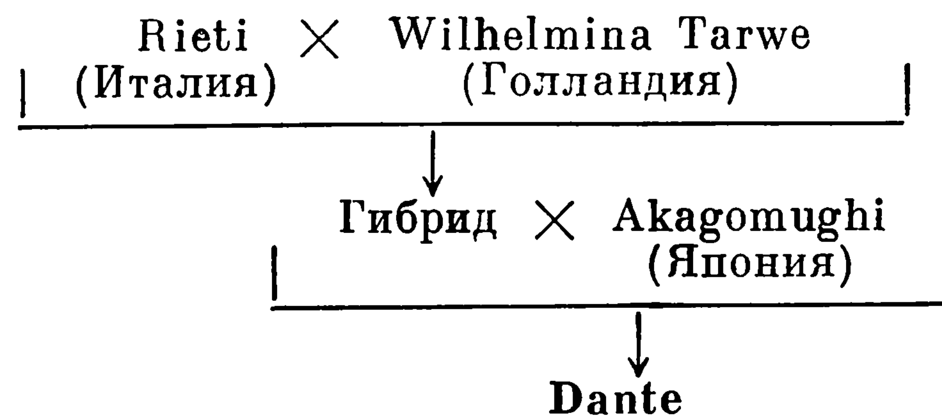
Varrone

(Селекционер Стрампелли)



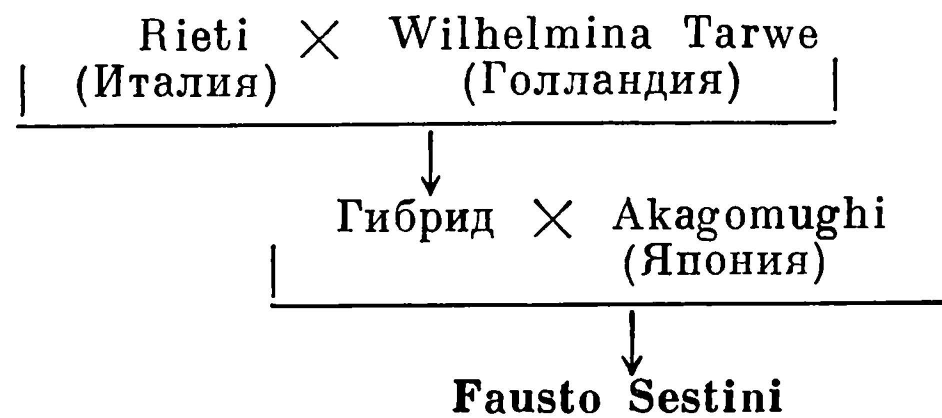
Dante

(Селекционер Стрампелли)



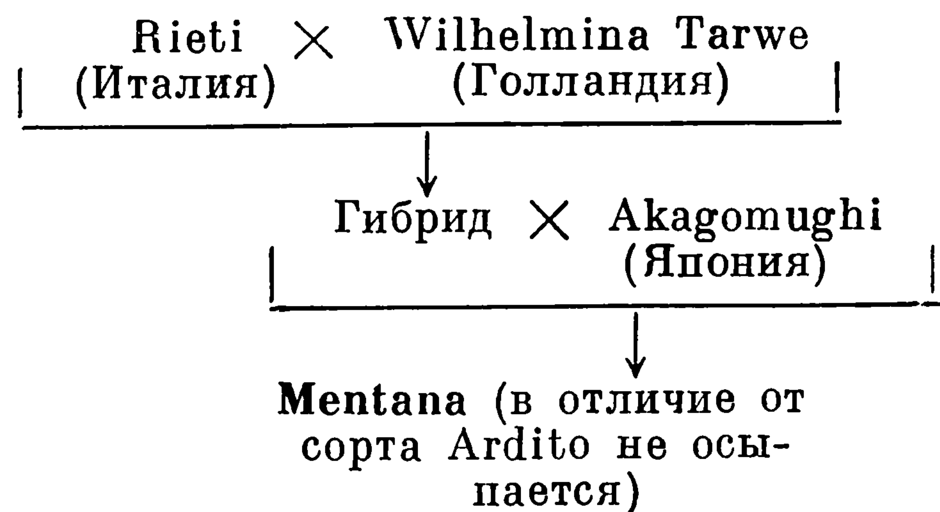
Fausto Sestini

(Селекционер Стрампелли)



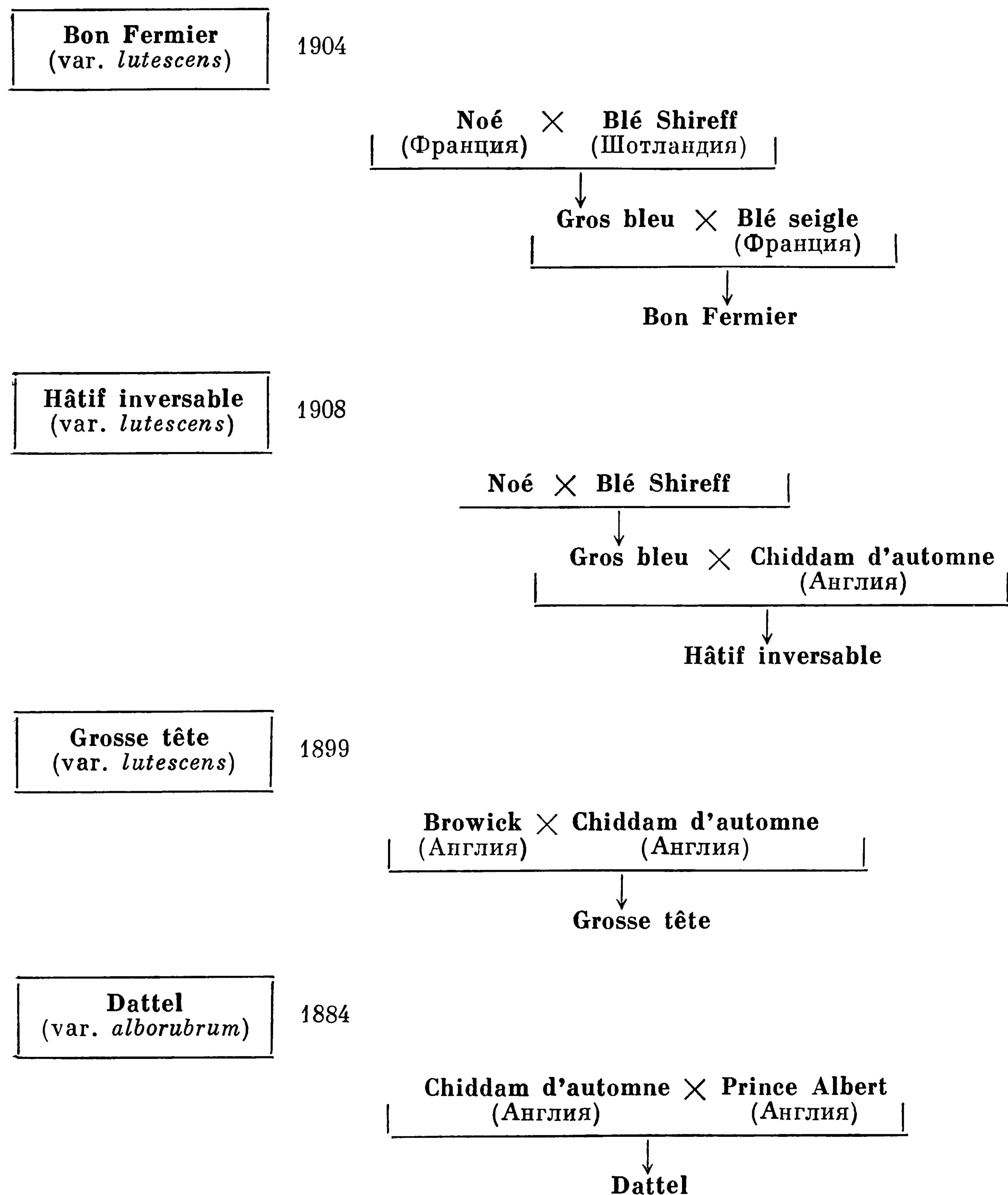
Mentana

(Селекционер Стрампелли)



РОДОСЛОВНАЯ ФРАНЦУЗСКИХ ПШЕНИЦ, ВЫВЕДЕННЫХ ФИРМОЙ ВИЛЬМОРЕН

(Мягкие пшеницы)



Bordier (var. *albidum*) 1890

Prince Albert × **Noé** (Англия)
↓
Bordier

Massy (var. *lutescens*) 1902

Квадратн. **Shireff** × **Bordeaux**
(Шотландия) (Франция)
↓
Massy

Blé des Alliés (var. *albidum*) 1917

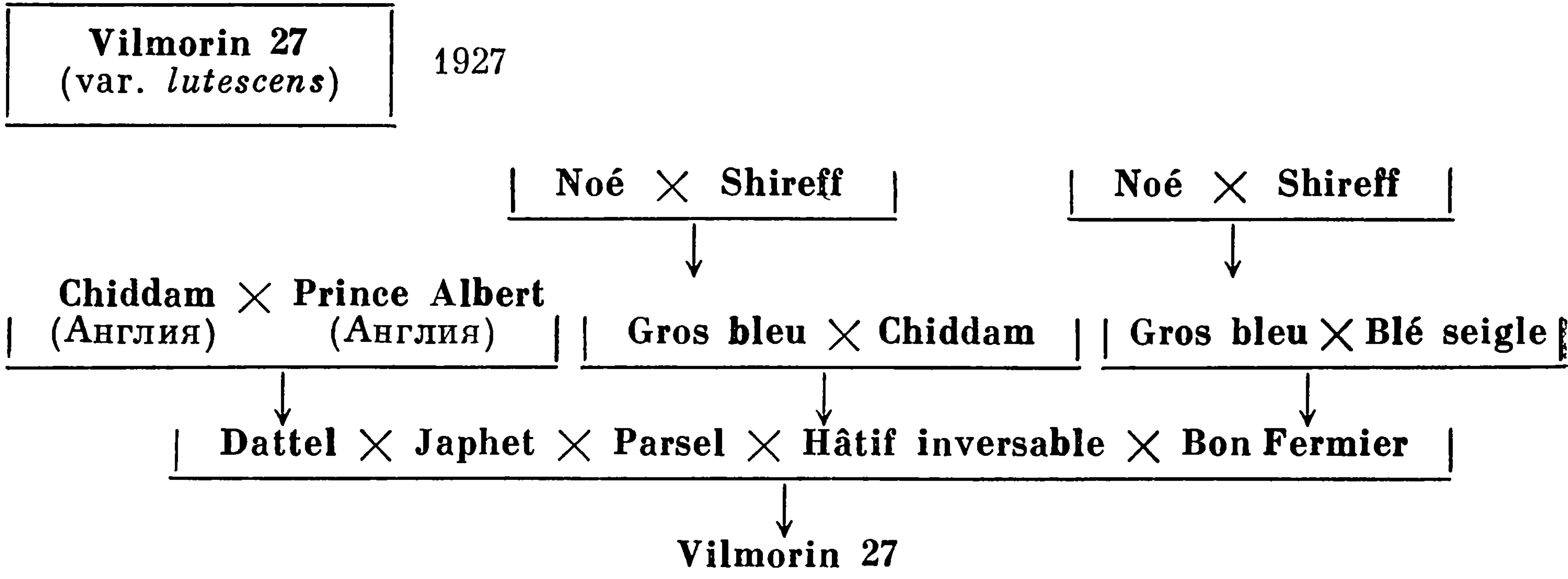
Parsel × **Massy** × **Japhet** × **Parsel**

Blé de la Paix (var. *milturum*) 1919

Noé × **Blé Shireff** (Шотландия)
↓
Gros bleu × **Chiddam d'automne** | **Bordeaux** × **Champlan**
↓ ↓
Hâtif inversable × **Chambor**
↓
Blé de la Paix

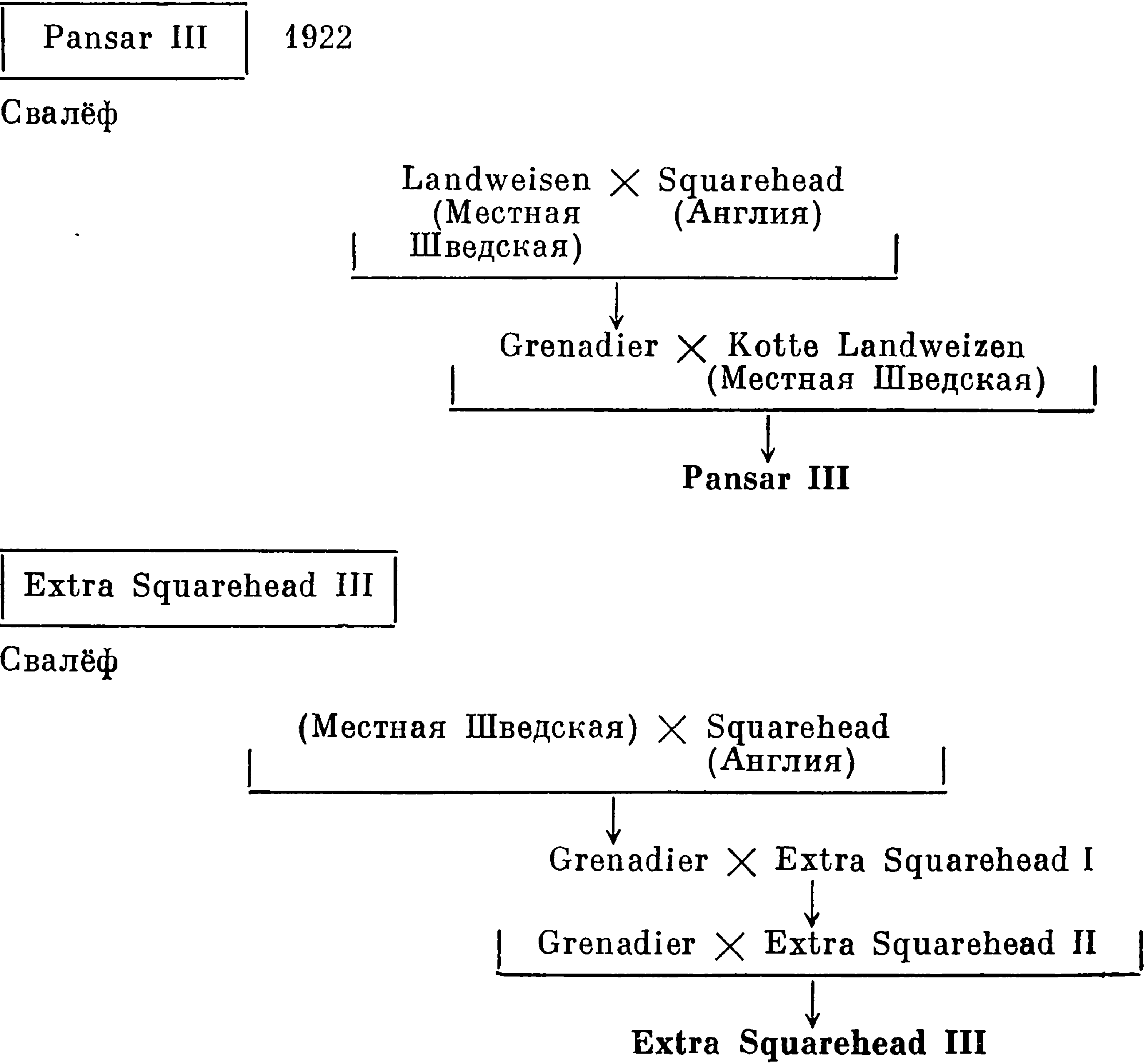
Vilmorin 23 (var. *lutescens*) 1923

Melbor × **Grosse tête** × **Japhet** × **Parsel**



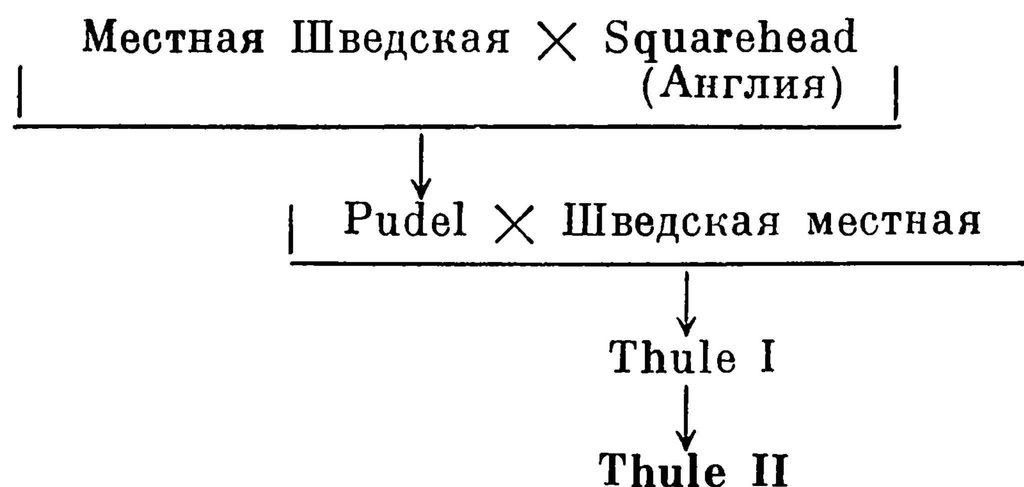
РОДОСЛОВНАЯ ГИБРИДНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦ ШВЕЦИИ

(Мягкие пшеницы)



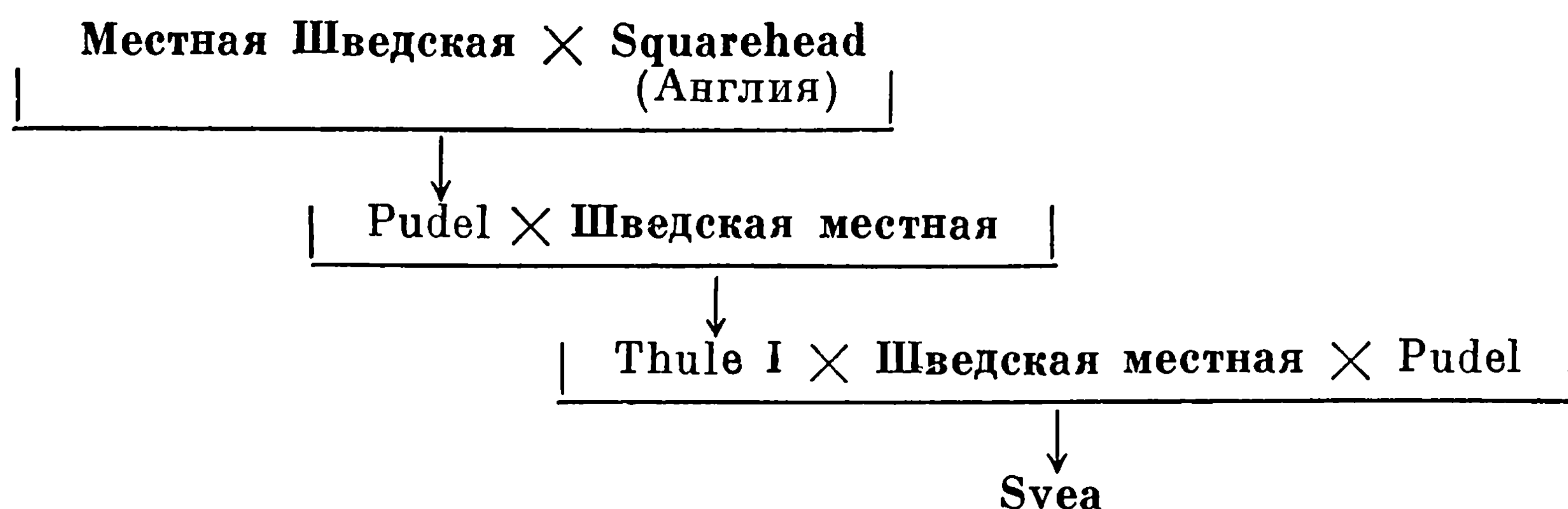
Thule II

Свалёф

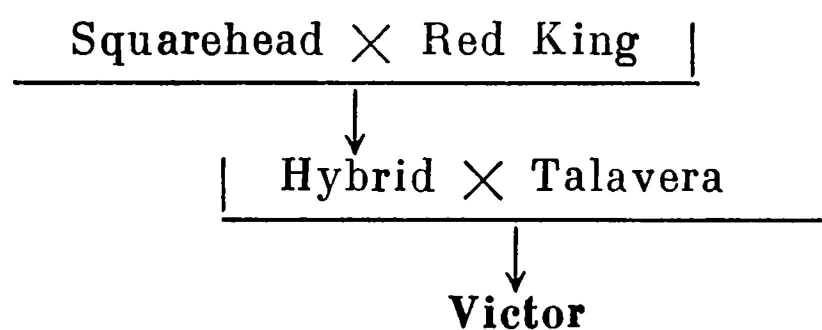


Svea

Свалёф



Yeoman I получен Биффеном от скрещивания белоколосой Browick×Red Fife. Выведенный английской фирмой Гартонс, Уоррингтон (Gartons, Warrington) сорт Victor получен следующим образом:



В основном скомбинированы экотипы влажного климата и степного климата.

Один из наиболее продуктивных западноевропейских сортов Вильгельмина (Wilhelmina) выведен в Голландии селекционером Брокема (Broekema) путем скрещивания сорта Spyk (Squarehead × Zealand White) × Squarehead. Скрещивание сделано в 1889 г.; сорт введен в культуру в Голландии в 1901 г., откуда он распространился в другие страны. Исходный сорт скверхед заимствован из Англии.

Шведская селекция главным образом основана на гибридизации английских скверхедов с местными старыми северными шведскими сортами. Основное направление шведских селекционеров — использование наиболее продуктивных западноевропейских типов мягкой пшеницы и скрещивание их с северными старыми шведскими сортами.

Германская гибридизация основана на использовании местного материала с широким привлечением скверхедов из Англии и скандинавского нового селекционного материала. Значительную роль в формировании южногерманских сортов сыграла полба *T. spelta*. Ряд сортов, в особенности пригодных для суровых горных условий с бедными почвами, выведен при участии этого вида.

Аргентинская селекция достигла весьма ценных результатов, комбинируя средиземноморский степной тип пшениц с китайскими пшеницами. Замечательный сорт 38 МА (т. е. № 38 Министерства земледелия) выведен селекционером Бакхаузом путем сочетания испанского сорта Barleta с типичной неосыпающейся китайской мягкой пшеницей с прочной соломой. Последняя, кроме того, придала 38 МА иммунитет к желтой ржавчине. Значительно использована аргентинской селекцией (селекционер Клейн) японская пшеница через итальянский сорт Ardito, полученный путем скрещивания европейской мягкой пшеницы с типичной низкорослой японской формой.

Из всех вышеприведенных родословных мировых чемпионов пшеницы можно видеть наглядно большую роль в улучшении местных сортов отдельных стран различных отдаленных эколого-географических типов, как индийских, азиатских, западноевропейских и русских форм. В создании яровых форм пшеницы Канады и Аляски значительную роль сыграли наши северные пшеницы, как восточносибирские, отличающиеся засухоустойчивостью в первый период роста и скороспелостью, так и наши североевропейские формы. Для улучшения озимой пшеницы Америки исключительную ценность сыграли наши степные старые сорта, по-видимому, заимствованные нами в отдаленном прошлом из закарпатских районов.

Таким образом, мировая практика селекции вскрывает определенно необходимость широкого географического кругозора в подборе компонентов для скрещивания. Эколого-физиологическое исследование пшениц дает до известной степени научную базу для подбора пар. В этом отношении исключительный интерес представляет новое учение о стадийности Т. Д. Лысенко, позволяющее сознательно подбирать экологические типы для получения форм, соответствующих определенной широте, определенным условиям.

Т. Д. Лысенко показал, что путем подбора пар для скрещивания различных экологических типов, различающихся по отношению к свету в световой стадии и к температуре в первой стадии, собственно яровиза-

РОДОСЛОВНАЯ ГИБРИДНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ АРГЕНТИНЫ

(Мягкие пшеницы)

| 38 MA |

Barleta × Chino
(Испания) (Китай)

| H. 33 |

(Селекционер Клейн)

Ardito × Vencedor
Италия
(Гибрид
Стрампелли
с участием
японской
пшеницы)

| H. 32 |

(Селекционер Клейн)

Ardito × Record
(Италия)

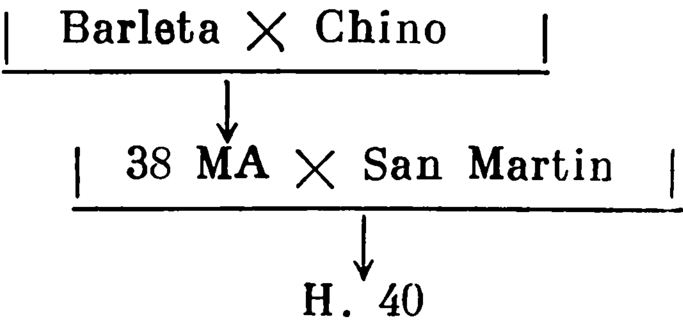
| H. 31 |

(Селекционер Клейн)

Ardito × IV h
(Италия)

| H. 40 |

(Селекционер Клейн)



| San Martin |

Favorito × Americano 25

| Vencedor |

Record × Barleta
(Испания)

ции, можно получить для данных условий теплового и светового режима более холодостойкие и более скороспелые формы, чем исходные родители. Допустим, например, что один компонент в скрещивании в данных условиях задерживается в своем развитии при прохождении стадии яровизации, а дальнейшие стадии проходят быстро; другой сорт, обратно, задерживается в световой стадии, а стадию яровизации проходит быстро в данных полевых условиях. При скрещивании таких родителей можно получить потомство более скороспелое в данных условиях, чем исходные формы. Различия в стадиях, как показал Т. Д. Лысенко, менделируют и допускают перегруппировку свойств. Метод предварительного физиологического различения форм по их стадиям позволяет определенно и сознательно подбирать пары. В этом направлении открываются исключительно интересные перспективы в использовании крайних экологических типов.

Из учения о стадийности, так же как из всего мирового опыта селекции, следует, что далеко не всегда надо идти по принципу подбора «лучших» форм в качестве исходных родителей. Из двух «плохих» пшениц для данных условий можно получить ценнейшие формы. Селекционер должен знать не только законы, управляющие перегруппировкой генов, но также реакцию исходных сортов на основные факторы произрастания, учитывать географическое происхождение родительских форм. Данные физиологии должны сочетаться с генетикой важнейших физиологических признаков.

Крупные экологические различия типов пшеницы обычно совпадают с их географической обособленностью.

Скрещивание отдаленных эколого-географических типов обычно, как показывает мировой опыт и как теоретически вытекает из сущности учения о различии стадий у сортов, выявляет в расщеплении формы, превосходящие по скороспелости родителей, и — при некоторых сочетаниях — более холодостойкие формы и, таким образом, дает возможность раздвинуть современные границы культуры пшеницы. Таким образом продвинута культура пшеницы в Канаде, Австралии, Южной Африке и Швеции.

Большое значение в скрещивании имеет индивидуальность сортов, их специфические свойства. По опытам Е. Ф. Пальмовой, некоторые типы, как японские сорта, проявляют резко выраженное комплексное доминирование в расщеплении при скрещивании с европейскими формами как во втором, так и в третьем поколениях. Абиссинский тип твердых пшениц проявляет комплексное доминирование при скрещивании с другими твердыми пшеницами. Путем циклических скрещиваний необходимо установить в ближайшее время роль отдельных компонентов.

Мировой опыт селекции путем гибридизации пшеницы показывает большое значение сложных скрещиваний, участие нескольких исходных

форм в формировании лучших селекционных сортов. Некоторую роль играют также возвратные скрещивания с исходными родительскими формами. Для выхватывания определенных свойств, для придания существующему хорошему экотипу дополнительно некоторых недостающих ему свойств необходимо добавить лишь немногие гены, не нарушая общего типа. В этом отношении метод возвратных скрещиваний может играть существенную роль.

Огромные возможности в смысле подбора пар открылись в настоящее время в свете современных знаний о составе видов и видовом разнообразии. Вся селекционная работа в прошлом проводилась главным образом на мягких пшеницах. Твердые пшеницы почти не тронуты селекцией. Это объясняется в значительной мере однородностью, однообразием наших твердых пшениц. Твердые пшеницы Западной Сибири, Приуралья, Дона, Нижнего Поволжья представлены сравнительно однородными популяциями. В этом отношении отличаются только закавказские поздние твердые пшеницы.

Новый огромный материал, вскрытый в пределах группы пшениц с 28 хромосомами, позволяет заново подойти к подбору пар в этой группе. Нам представляется исключительно интересным использование в ближайшее время для улучшения наших твердых пшениц круглозерных продуктивных сирийских и палестинских рас (тип *horanicum*), отличающихся скороспелостью, засухоустойчивостью, неполегаемостью. Как показывают опыты, проведенные Институтом растениеводства, этот комплекс доминирует при гибридизации с нашими обыкновенными твердыми пшеницами. Он сказывается также при скрещивании и с другими 28-хромосомными пшеницами. Взяв в основу сирийскую пшеницу, можно попытаться создать своего рода советский Маркиз среди твердых пшениц, прибавив к нему еще безостость абиссинских твердых пшениц. Теоретически эта задача совершенно ясна и вполне решима: взять скороспелость, засухоустойчивость и низкую солому от сирийцев, безостость от абиссинцев и эту комбинацию улучшить экотипом нашей твердой пшеницы.

Чрезвычайно интересный набор представляют продуктивные твердые пшеницы Северной Африки, исключительно стойкие к ржавчинам и другим болезням.

Если учесть значительную роль твердых пшениц в СССР, занимающих примерно около 4 млн га, указанные выше задачи являются весьма заманчивыми. В связи с расширением экспорта улучшение нашей твердой пшеницы и расширение ее посевов приобретает первостепенное значение.

В то же время в группе 28-хромосомных пшениц имеются самые разнообразные экологические типы, резко отличающиеся по стадиям развития, что опять-таки открывает широкий простор для создания необходимых форм для различных районов.

СКРЕЩИВАНИЕ БЛИЗКИХ ВИДОВ ПШЕНИЦЫ

Большой практический интерес представляет скрещивание видов с конгруентными геномами, характеризующимися одним и тем же числом хромосом и дающими вполне плодовитое потомство. Установление большого числа новых видов пшениц с ценными признаками открывает новые возможности. В среднем процент завязывания семян от скрещивания равнохромосомных видов пшеницы в зависимости от взятых форм варьирует от 20 до 60%. F_1 вполне плодовито, редукционное деление идет нормально. Виды (за исключением *T. timopheevii* и *T. dicoccoides* в пределах 28-хромосомных видов) обладают гомологичными геномами. Во втором поколении имеет место обычное расщепление, как правило, подавляющее большинство растений бывает совершенно плодовитыми, т. е. процесс идет так же, как при скрещивании сортов в пределах одного и того же вида.

Томсон и Робертсон (Thompson a. Robertson, 1930) и Голлингшед (Hollingshead, 1932) показали, что количество неправильностей в ходе мейозиса у междувидовых гибридов пшеницы между равнохромосомными родителями в F_1 колеблется в зависимости от исходных видов от 1.8 до 42%. Дарлингтон (Darlington, 1931) нашел, что у гибридов *T. turgidum* × *T. dicoccum* хиазмы реже, чем у исходных родительских форм. Но в целом такого рода гибриды дают плодовитое потомство, что указывает на то, что неправильности в поведении хромосом в этих случаях сравнительно невелики.

В пределах 42-хромосомной группы пшениц нужно обратить внимание на использование вида *T. sphaerococcum*, обладающего круглым неосыпающимся зерном, прочной соломой, на *T. vulgare compositum*, обладающего, по-видимому, исключительной засухоустойчивостью, неосыпаемостью. Заслуживает внимания и *T. spelta*. Этот вид обладает нетребовательностью к почве, сравнительной зимостойкостью в своих озимых формах. В этом же отношении заслуживают внимания и афганские продуктивные карликовые пшеницы, отличающиеся прочной соломой, неосыпаемостью и значительной холодостойкостью, доходящие в культуре в Афганистане до 2800 м н. ур. м.

Исключительный практический интерес на ближайшие годы представляет не тронутое до сих пор селекционером разнообразие видов и форм среди 28-хромосомной группы пшениц. Открытые новые виды с различными контрастными физиологическими свойствами, как *T. persicum*, абиссинские подвиды *T. durum* и *T. turgidum*, различные эколого-географические группы эммеров дают возможность новых сочетаний для различных условий. Холодостойкость яровых высокогорных *T. persicum* позволяет продвинуть культуру 28-хромосомных пшениц к северу, т. е. продвинуть культуру твердых пшениц в более северные районы. Опыты Института

растениеводства, проведенные в Детском Селе (В. Е. Писаревым), показывают интересные возможности в этом направлении. Предварительные исследования показывают, что гибриды *T. persicum* с двузернянками, с твердыми пшеницами, с различными абиссинскими формами дают весьма обещающие результаты для севера. Исследования Б. А. Вакара и других показали, что при скрещивании *T. persicum* с *T. durum* гибриды дают хорошо сбалансированный набор хромосом, обусловливающий образование нормальной пыльцы и нормальной плодовитости.

Ценнейший исходный материал для улучшения наших твердых пшениц, для выведения продуктивных безостых форм представляют абиссинские твердые пшеницы. Для повышения продуктивности 28-хромосомных пшениц надо использовать средиземноморские английские пшеницы (*T. turgidum mediterraneum*), несущие в себе комплекс генов, обеспечивающих при благоприятных условиях самую высокую продуктивность.

Для южных засушливых условий особенно интересен ассортимент сирийских и палестинских твердых пшениц, представляющий идеальный тип в смысле зерна, пригодности для механизированной уборки, в то же время отличающийся засухоустойчивостью.

T. timopheevii исключительно интересен своим иммунитетом ко многим заболеваниям. По исследованиям А. Г. Хинчук (1929), при скрещивании с другими видами 28-хромосомной группы гибриды *T. timopheevii* обнаруживают значительную стерильность, приблизительно в 10 раз бо́льшую, чем при скрещивании других видов культурных пшениц с 28 хромосомами между собой. Бесплодие цветков проявляется как в F_1, так и в дальнейших поколениях. Это указывает на генетическую обособленность этого вида. Все же *T. timopheevii* скрещивается легче с 28-хромосомной группой пшениц, чем с *T. monococcum*, на которую он похож морфологически, физиологически и экологически. С последней он дает F_1, практически совершенно бесплодное (Декапрелевич и Менабде, 1932).

Цитогенетические исследования Тимофеевой пшеницы Ф. Лилиенфельд и Х. Кихара (Lilienfeld und Kihara, 1934) в Японии с применением циклических скрещиваний с различными видами пшеницы, эгилопс и ржи показали, что в этом виде имеется по крайней мере один своеобразный геном (7 хромосом), не конъюгирующий с хромосомами видов группы твердой пшеницы (14 хромосом), ни с рожью, ни с *Aegilops*, ни с однозернянкой. Этот факт исключительно важен, он показывает, что у *T. timopheevii* имеется особый набор 7 хромосом, отличный от других видов пшениц. И, таким образом, дополнительно к 3 наборам (3×7) мягкой пшеницы, возможно, придется включить в роде *Eutriticum* еще четвертый набор, специфический для *T. timopheevii*: скрещивание Тимофеевой пшеницы с другими видами, характеризующимися 14-хромосомами (гаплоидное число), несмотря на сходство в числе хромосом, выявляет определенно генетическую обособленность этих видов (Kihara, 1934).

СКРЕЩИВАНИЕ ВИДОВ С РАЗНЫМИ ЧИСЛАМИ ХРОМОСОМ

Римпау первый, насколько нам известно, произвел скрещивание разнохромосомных видов пшеницы и даже пытался подсчитывать до Менделя числовые отношения при расщеплении. Широкие практические работы по применению гибридизации разнохромосомных видов пшеницы начинаются в конце XIX в. и связаны с именем Вильморенов во Франции и Фаррера в Австралии.

В то время как вся мировая практика по применению скрещивания отдельных географических рас в пределах одного и того же вида или близких видов свидетельствует совершенно определенно о крупных успехах, применение разнохромосомных скрещиваний у пшеницы до последнего времени встречало значительные трудности на своем пути. Гибриды твердой и мягкой пшеницы, неоднократно получавшиеся, начиная с 80-х годов прошлого века, не получали широкого распространения, хотя и постоянно привлекали внимание селекционеров. Интересные формы безостых твердых пшениц, выведенные путем скрещивания обыкновенной твердой пшеницы с безостой мягкой, получены в Австралии под названием Гугенот. Однако, несмотря на значительный промежуток времени, прошедший с момента их выведения, они не получили большого распространения, хотя и многократно испытывались в посевах во многих странах, в особенности в Тунисе, Алжире и Марокко. В Австралии эти гибриды используются главным образом на зеленый корм.

Значительная работа по гибридизации твердых и мягких пшениц проводится в Тунисе известным селекционером Бёфом (Boeuf). Он несколько улучшил австралийские гибриды путем скрещивания с тунисскими твердыми пшеницами, но пока эти сорта еще не вышли за пределы селекционной станции.

Наиболее интересные практически результаты по скрещиванию разнохромосомных пшениц получены Мак Фадденом в Южной Дакоте в результате скрещивания русского эммера с мягкой пшеницей Маркиз. Им выведен из шестого поколения гибридов сорт Hope (Надежда) и Н-44-24. Эти сорта интересны своей устойчивостью одновременно к бурой ржавчине, а также к пыльной и мокрой головне.

Хейсом, Курцвелом, Паркером получены гибриды от скрещивания твердой пшеницы с Маркизом. Выведенный ими сорт Марквилло имеет, так же как и обыкновенная пшеница, 42 хромосомы и ныне начинает распространяться в практике. Наконец, известен и третий случай получения ценных гибридов от скрещивания Маркиза с твердой пшеницей под названием Пентад, вывезенной профессором Болли из России. Этот гибрид также отличается безостостью и устойчивостью к ржавчине. Во всяком случае, число ценных гибридных сортов, полученных от скре-

щивания разнохромосомных пшениц, пока весьма ограничено и легко поддается учету.

Наиболее ценные результаты по гибридизации твердой и мягкой пшеницы получены у нас в СССР, главным образом Саратовской станцией, под названием сортов Саррубра, Сарроза и Блансар в результате 15-летней упорной работы. Особенно ценен сорт Саррубра, ныне вводимый в широкую практику, которому, по-видимому, предстоит значительное будущее. Уже в 1934 г. площадь, им занятая, по подсчету проф. Г. К. Мейстера, определяется приблизительно в 200 000 га, а к 1937 г. под него намечено отвести до 1 400 000 га. Этот сорт отличается неосыпаемостью, безостостью и превосходным зерном. Из отрицательных его сторон, требующих исправления путем дальнейшего скрещивания, отмечается сравнительная восприимчивость к пыльной головне.

Аналогичные гибриды получены профессором П. Н. Константиновым, но еще не вошли в широкое размножение, так же как гибриды, выведенные Одесской станцией.

По-видимому, привлечение эммеров (*T. dicoccum*) заслуживает большого внимания при скрещивании с мягкой пшеницей, на что указывает как опыт немецких исследователей, так и работы Харьковской и Шатиловской станций.

Шатиловская и Харьковская станции поставили широкие опыты по гибридизации эммера с мягкой пшеницей. По-видимому, выделяется ряд интересных форм, но эти сорта еще не получили производственной оценки.

Опыты Саратовской станции показывают, что небезразлично, какой из видов брать за материнскую форму. При материнской форме — мягкой пшенице удача скрещивания ниже, но процент всхожести семян выше. При материнской форме — твердой пшенице удача оплодотворения выше, но всхожесть зерна ниже. Практически второй путь оказался более целесообразным. Этот вывод подтвердили цитологи Уоткинс и Томсон и Камерон (Thompson a. Cameron, 1928 г.). Они показали, что при скрещивании между 21-хромосомными и 14-хромосомными видами пшеницы образуются выполненные зерна, когда в качестве материнского растения берется 21-хромосомный сорт, и, наоборот, получаются сморщенные зерна, когда 21-хромосомная форма берется в качестве отца. Различия в развитии зерна обусловливаются тем, что материнское растение участвует в образовании эндосперма двумя ядрами, а мужское только одним, как это показано Саксом (Sax, 1921).

То же наблюдается при скрещивании *T. dicoccum* (14 хромосом), с *T. monococcum* (7 хромосом). Нормально всхожие семена образуются в том случае, когда материнской формой берется *T. dicoccum*, но не обратно (Thompson, 1930). То же установил японский исследователь Вакакува. Элер (Oehler, 1934) так же, как Вакакува (Wakakuwa, 1934),

считает, что скрещивание разнохромосомных видов пшеницы удается легче, когда за материнское растение берется вид с меньшим числом хромосом; но всхожесть семян выше, когда отцовское растение имеет меньшее число хромосом.

В нижеприводимой таблице сообщаем данные Саратовской станции (1934 г.) по сравнению урожая и качества исходных родительских сортов и полученных от них гибридов.

Таблица 5

Урожай зерна и мукомольно-хлебопекарные свойства сортов яровой пшеницы

Название сорта	Урожай зерна в ц/га, 1933 г.	Урожай зерна в ц/га, среднее за 9 лет, 1925—1933 гг.	Мукомольно-хлебопекарные свойства, среднее за 4 года, 1929—1932 гг.		
			выход муки в процентах	объемный выход хлеба	хлебопекарная оценка
Сарроза	8.6	14.9	78.2	562	87
Саррубра	8.2	14.7	78.4	571	90
Блансар	8.0	14.4	77.9	536	89
Лютесценс 062	8.4	15.5	75.0	496	79
Гордеиформе 0432	4.5	11.1	75.0	523	85

Из приведенных данных видно, что полученные сорта превзошли по качеству твердую пшеницу и по урожаю приблизились к мягкой пшенице. Кроме того, гибриды отличаются превосходным зерном и неосыпаемостью.

Генетическое исследование скрещиваний разнохромосомных видов наметило ряд закономерностей в поведении гибридов и в процессе формообразования. В среднем процент удачи завязывания семян от скрещивания 14- и 21-хромосомных пшениц варьирует от 10 до 30% (Oehler). F_1 проявляет бесплодие части цветков. Во втором поколении в таких скрещиваниях наблюдается большое разнообразие форм, множество новообразований, большое число дисгармоний, множество растений в большей или меньшей степени стерильных, а также и совершенно бесплодных. Характерным для этой группы скрещиваний является большой диапазон изменчивости при расщеплении. В потомстве гибридов появляются отдельные признаки, свойственные другим видам пшеницы, включительно до признака ломкого колосового стрежня дикой формы (*T. dicoccoides*). Подавляющая масса растений второго поколения обычно является дисгармоничной, уродливой и в большей или меньшей мере стерильной.

В скрещиваниях *T. dicoccum* × *T. vulgare*, *T. vulgare* × *T. turgidum*, *T. vulgare* × *T. persicum* появляются новые формы, отличные от родительских растений: например, формы с инфлятными чешуями, с остевидными придатками на колосковых чешуях, типа скверхед, рыхло- и плотноколосые формы, полбовидные формы. Исключительно велико разнообразие форм по чешуям. Появляются формы с нежными тонкими остями и, обратно, грубоостистый тип (*rigidum*); во многих сочетаниях обнаружены узколистные формы, почти шиловидные, альбиносы, полуальбиносы. При этом в разных сочетаниях при скрещиваниях разнохромосомных видов (21 × 14) в целом повторяется тот же тип новообразований.

Явления сходства указывают на общие причины и позволяют наметить общую схему запутанной гибридной изменчивости.

В то же время во всем этом разнообразии (мы говорим пока о скрещивании 14-хромосомных видов с 21-хромосомными) все же выявляются определенно положительные типы, число которых явно возрастает в третьем поколении. Замечательно то, что некоторые из отщепляющихся продуктивных форм становятся константными уже со времени их появления.

А. А. и Л. А. Сапегины (Одесский институт генетики и селекции) показали, что в F_2 и F_3 в расщеплении отходят целые комплексы генов, приводящие к обособлению константных типов. Для доведения до практических результатов выделения ценных сочетаний гибридизация твердых и мягких пшениц требует больших масштабов (в Одессе от полутора до двух миллионов растений во втором и третьем поколениях). Характерным для такого рода скрещиваний является летальность многих сочетаний (зигот), большая стерильность пыльцы у многих растений F_2. В особенности это резко проявляется при скрещивании однозернянок с твердыми пшеницами и еще больше того — однозернянок с мягкими пшеницами. В первом случае во втором поколении появляется очень ограниченный набор форм (Вавилов и Якушкина, 1925). Но замечательно то, что эти немногие формы уже со второго поколения становятся константными и сочетают в себе признаки обоих исходных видов. К сожалению, бо́льшая часть этих форм является практически малоценной в силу низкой продуктивности.

Л. А. и А. А. Сапегины подробно изучили цитологию и генетику гибридов твердой и мягкой пшеницы, причем обнаружили совершенно определенно возможность захвата генов отдельных видов при выделении комплексов, по числу хромосом напоминающих исходные родительские формы.

Во всяком случае при скрещивании разнохромосомных видов приходится большое внимание уделить подбору соответствующих компонентов и даже сортов. Поведение отдельных сортов неодинаково в такого рода

скрещиваниях, в особенности в смысле плодовитости. Некоторые из сочетаний отличаются сравнительно нормальным плодообразованием. В этом отношении особенно целесообразным является проведение в ближайшее время циклических скрещиваний с охватом возможно большего числа компонентов. Применение скрещивания разнохромосомных видов для получения в короткое время положительных результатов требует большого масштаба работы, ввиду подавляющей массы малоценных, непродуктивных и даже полустерильных форм, появляющихся в первых поколениях гибридов.

В последние десятилетия проведены большие цитологические исследования гибридов разнохромосомных видов пшениц, выяснивших в значительной мере причину дисгармонии, стерильности и неосуществления всех возможных сочетаний (Kihara, Sax, Watkins, Thompson, Bleier, Л. А. и А. А. Сапегины и др.). Сводка данных по цитологии пшеничных гибридов приведена в книжке, составленной под редакцией Б. А. Вакара (Материалы по изучению пшеничных гибридов, 1934).

Цитология гибридов видов с разным числом хромосом в общем изучена в значительной мере на пшенице и в особенности на пентаплоидных гибридах от скрещивания 21-хромосомных видов с 14-хромосомными ($2n = 35$). Эти гибриды в ходе своего мейозиса характеризуются большим числом неправильностей, отличаясь в этом отношении от гибридов пшеницы, в которых участвуют равнохромосомные виды. Дисгармонии в такого рода скрещиваниях, как показывают цитологические исследования, связаны с отчужденностью хромосом при скрещивании. Не все хромосомы находят себе соответствующие гомологичные пары, остается часть унивалентных хромосом, большее или меньшее число которых определяет бо́льшую или меньшую аномалию в развитии и стерильность. Стерильность связана с процессами, имеющими место в редукционном делении. Геномы однозернянок (A), ряда видов твердой пшеницы (AB) и мягкой пшеницы (ABC), каждый из которых представлен соответствующим набором по 7 хромосом, при скрещивании не находят полного набора гомологичных хромосом, в результате чего целые наборы остаются унивалентными. Геном твердой пшеницы ($AB = 7 + 7$) гомологичен части генома мягкой пшеницы ($ABC = 7 + 7 + 7$), и 14 хромосом твердой пшеницы сходятся с соответствующими хромосомами мягкой пшеницы, образуя биваленты. Семь же хромосом мягкой пшеницы не находят соответствующих партнеров, остаются унивалентными и распределяются по-разному. Образуемые гаметы содержат от 14 до 21 хромосом. Растения второго поколения характеризуются соответственно 28—42 хромосомами. Простое менделевское расщепление, таким образом, не имеет здесь места. В результате этих дисгармоний выживают в расщепляющемся потомстве главным образом те формы, которые увеличивают с течением поколений число своих хромосом до 42, или те, которые уменьшают их до 28.

В группе растений F_2 с числом хромосом от 28 до 34 в дальнейших поколениях наблюдается появление большого числа особей с 28 хромосомами; в группе растений F_2 с числом хромосом от 35 до 42 хромосом идет обратно процесс отщепления растений с 42 хромосомами. Вся же масса гибридов с промежуточными числами хромосом, близкими к 35 (2n), элиминируется, оказываясь за редким исключением мало жизнеспособной.

Кихара, Сакс, Томсон, Л. А. и А. А. Сапегины и другие исследователи изучили подробно цитологическую картину в соответствии с поведением различных типов гибридных растений. Большая часть растений второго и третьего поколений гибридов твердой и мягкой пшеницы обыкновенно дает формы с наличием значительного числа унивалентных хромосом. В то же время обособляются растения, близкие к исходным типам с исходным числом хромосом. Эти последние обыкновенно близки по облику к исходным родителям, захватывая все же в отдельных случаях гены других видов. Как редкое явление, А. А. Сапегину удалось обнаружить появление сбалансированного типа пшеницы с 36 хромосомами.

Подавляющее большинство комбинаций с промежуточными числами хромосом, как правило (возможны исключения, например 36-хромосомная пшеница Сапегина), не выживает, так как гаметы с числами хромосом 14 и 21 более жизненны. Исследования Вакара и его сотрудников (1934) показали, что цитологические процессы у константных морфологически безостых гибридов *T. durum* и *T. vulgare* даже в 7-м поколении еще недостаточно уравновешены, чем, вероятно, и объясняется известная из практики мировой селекции трудность получения вполне продуктивных гибридов *T. vulgare* × *T. durum*.

Лишь большой масштаб работы и проведение ее в течение многих поколений, как правило, приводит к положительным результатам.

Гибриды с числом хромосом 42 по внешнему виду морфологически относятся к группе *T. vulgare*, гибриды с 28 хромосомами — к типу *T. durum*. Биологические признаки идут в том же направлении, но возможны и исключения, когда гибрид, обладая внешностью *T. vulgare*, может заимствовать биологические признаки, например иммунитет к ржавчине, от *T. durum*.

Практически весьма существенно, что при большом масштабе при такого рода скрещиваниях получаются, хотя и редко, формы, соединяющие ценные свойства исходных родителей и сбалансированные геномы с признаками, выхваченными из других видов, т. е. можно получить твердую пшеницу с некоторыми ценными признаками мягкой пшеницы, или обратно. Из группы с 28 хромосомами, таким образом, открываются вероятность и возможность при очень большом масштабе работы присоединить к мягкой пшенице такие ценные свойства, как скороспелость, засухоустойчивость, устойчивость к болезням и хорошее качество зерна.

Дисгармонии в поведении хромосом не являются строго специфичными только для гибридов разнохромосомных видов пшеницы. Сапегиными были обнаружены хромосомальные дисгармонии и при скрещивании отдаленных географических групп, принадлежащих к одному и тому же виду пшеницы, а также наличие цитологических дисгармоний в пределах некоторых чистых линий. Больше того, Л. А. Сапегину удалось доказать, что имеются специальные гены, дезорганизующие нормальное редукционное деление, гены-дезорганизаторы, так же как и гены, обусловливающие образование перегородок в диадах и тетрадах, образование диплоидных гамет (гигантских пыльцевых зерен). Л. Л. Декапрелевич показал, что в отдельных случаях явление стерильности гибридов обнаруживается при скрещивании в пределах разных разновидностей одного и того же вида пшеницы. Эти факты нужно иметь в виду, но все же они представляют собой сравнительно редкие случаи, в то время как при гибридизации разнохромосомных видов мы имеем постоянно вышеописанные явления.

В предыдущей главе такого рода явления отмечены при скрещивании *T. timopheevii* (гаплоидное число — 14 хромосом) с твердой пшеницей и эммером, имеющими то же число хромосом. Один из геномов Тимофеевой пшеницы не гомологичен геномам твердой и мягкой пшениц.

Что касается однозернянок, то они, как указано выше, трудно скрещиваются как с 28-, так и с 42-хромосомными пшеницами. При скрещивании 42-хромосомных пшениц процент завязывания семян от таких комбинаций не превышает 1—2; при скрещивании с 28-хромосомными видами однозернянки дают больший процент завязи, но не более 10% (Oehler).

F_1, как правило, стерильно. Пыльца в массе лишена протоплазмы. Только один геном (А) твердых и мягких пшениц гомологичен геному однозернянок. Возвратные скрещивания F_1 с родителями удаются с трудом.

Бесплодие у гибридов разнохромосомных видов обычно связано со стерильностью пыльцы. В зародышевом мешке, по-видимому, более часто встречаются нормальные женские гаметы, что связано с отсутствием редукции или наличием в них числа хромосом, близкого к нередуцированному числу.

Использование гибридов мягкой пшеницы с однозернянкой более затруднительно, чем с твердой и другими видами 28-хромосомного ряда, в особенности ввиду исключительной стерильности F_1 и трудности возвратных скрещиваний, но теоретически не исключена возможность и в данном случае, хотя крайне редко, получить интересные сочетания. Бларингему во Франции удалось получить плодовитые гибриды однозернянки с твердой пшеницей. Этот гибрид одно время привлекал внимание своим иммунитетом к ржавчине, но все же он оказался мало продуктивным и ныне из списков французских сортов совершенно выпал. Такие же

гибриды получены нами при скрещивании однозернянок с *T. persicum* (1925). При резкой обособленности видов, что имеет место при скрещивании 28-хромосомных и 14-хромосомных пшениц, в F_2 и F_3 осуществляется очень малое число сочетаний, но зато, как выяснено нами (1925), они имеют тенденцию к константности с самого появления в F_2 и F_3. Практически пока такого рода гибриды не дали тех результатов, которых от них ждали некоторые исследователи (Biffen).

По исследованиям Л. Л. Декапрелевича и В. Л. Менабде, гибриды *T. monococcum* с *T. timopheevii* (даже из одного и того же района возделывания в Западной Грузии) дают бесплодные растения F_1 (на 300 колосьев ни одного зерна).

Сложный тип расщепления, наблюдающийся при скрещивании 28- и 42-хромосомных пшениц, с выявлением огромного разнообразия, новообразований и стерильности, мы назвали Ноденовским (1925) в честь французского исследователя Нодена, который до Менделя описал такого рода явления, обычно имеющие место при скрещивании разнохромосомных видов, дающих более или менее плодовитое потомство.

ГИБРИДЫ ПШЕНИЦЫ С РОЖЬЮ

Попытки скрещивания ржи с пшеницей делались неоднократно в XIX в. без каких-либо серьезных селекционных результатов. Новую эру в этом разделе начинает Саратовская станция.

В 1917 г. в Саратове имела место массовая естественная гибридизация мягкой пшеницы с рожью. Цветение пшеницы и ржи совпадало в этом году, и в результате получилось большое число естественных гибридов. Сама природа как бы поставила огромный опыт по гибридизации. Если бы этот опыт повторить, применяя обычные приемы искусственной гибридизации, то для этого понадобилась бы армия селекционеров. Другого аналогичного опыта в масштабе, проведенном Саратовской станцией, мы не знаем в мировой практике. Уже в 1918 г. собрано небывалое в истории число гибридных зерен пшеницы с рожью от первого поколения — 308; особенно много гибридных семян было получено с чистой линией пшеницы 0648. Опыты Бакхауза в Аргентине и работы Саратовской станции показали большую роль индивидуальности сорта пшеницы в смысле скрещиваемости с рожью. Так, в опыте Бакхауза одна китайская пшеница давала процент завязывания семян от опыления рожью почти такой же, как при опылении тем же видом пшеницы. В опытах Г. К. Мейстера, в то время как чистая линия пшеницы 0648 давала 61% удачи, другая чистая линия 0329 имела всего 3.6%. Особенно легко скрещиваются с рожью среднеазиатские мягкие пшеницы (В. Н. Лебедев).

Естественные гибриды пшеницы с рожью были найдены в последние десятилетия, кроме Саратова, на Украине (В. Н. Лебедев), нами в Иране,

а также Лейти и Гувер (Hoover) в США, и др. Скрещивание легче всего, по-видимому, происходит при гибридизации ржи с мягкой пшеницей, но удается также и с твердой пшеницей. Л. Н. Делоне и Френкель на 15 000 опыленных цветков твердой пшеницы получили 0.15% удачи. Удалось также скрестить эммер (*T. dicoccum*) с рожью (Г. К. Мейстер). Как показал Б. И. Васильев, семена гибридов твердой пшеницы с рожью обычно не жизнеспособны (1932).

Опыление ржи пшеницей хотя и дает результаты, но значительно меньшие, что отчасти связано с техническими трудностями. Гибриды такого рода не отличаются от пшенично-ржаных (Buchinger, 1931; Г. К. Мейстер).

Итоги работ Саратовской станции по гибридизации пшеницы с рожью, так же как исторические данные по этому вопросу, подытожены в книге «Ржано-пшеничные гибриды», составленной Г. К. и Н. Г. Мейстер (1924).

Первое поколение гибридов мягкой пшеницы с рожью самостерильно вследствие недоразвитой пыльцы, нераскрытия пыльников или по другим причинам.

Пшенично-ржаные гибриды ведут себя, как гибриды других отдаленных скрещиваний с разным числом хромосом у родителей и отсутствием сродства хромосом; хромосомы пшеницы и ржи не конъюгируют; первое поколение обычно бесплодно в результате аномалий в редукционном делении.

Женские гаметы, по-видимому, более жизнеспособны: опыляя первое поколение пыльцой пшеницы или ржи, можно получить хотя незначительное число семян.

При повторном скрещивании гибрида F_1 с пшеницей оплодотворение осуществляется легче, чем при повторном скрещивании F_1 с рожью.

От самоопыления F_1 семян обычно не бывает; если таковые в крайне редких случаях и могут быть получены, то они невсхожие вследствие неразвития зародыша.

Растения F_1 от повторного скрещивания с пшеницей обычно содержат более 42 хромосом. В основном в F_1 и в особенности в позднейших поколениях проявляется тенденция приближения к пшеничному типу с 42 хромосомами, одновременно с чем повышается и плодовитость гибридов.

Во втором поколении (от возвратного опыления пшеницей), сильно расщепляющемся, по данным Саратовской станции, наблюдалось около 35% совершенно бесплодных растений; по отдельным годам число это доходило до 62%, в то же время среди этих гибридов часть растений, приближающаяся к пшенице, была вполне плодовитой.

Процесс формообразования идет весьма своеобразно.

Большой масштаб работы Саратовской станции, огромные числа гибридов, впервые представшие перед исследователем, обнаружили ряд важных фактов. Так же, как при скрещивании разнохромосомных видов

пшеницы между собой, в потомстве ржано-пшеничных гибридов наблюдается множество новообразований: белозерные формы, в то время как пшеничный родитель пшеницы был краснозерным; появляются признаки, свойственные редким разновидностям: булавовидность колоса (скверхедность), свойственная селекционным сортам Западной Европы; инфлятность чешуй, обычная для форм мягкой пшеницы Юго-Западной Азии; грубоколосость (тип *rigidum*), полбяная форма чешуй (тип *speltiforme*); рыхлые и плотноколосые растения и, наконец, формы, весьма сходные с *T. dicoccum*. Некоторые гибриды напоминали твердые пшеницы. Получались формы пшеницы с опушением под колосом — признак крайне редкий у пшениц, но обычный у ржи. У одной формы наблюдалась ломкость колоса *T. dicoccoides*, т. е. имело место явление, отмеченное Ловом и Крейгом (Love a. Graig, 1919) в скрещивании *T. vulgare* × *T. durum*.

Значительная перегруппировка свойств в типе мягкой пшеницы имеет место и в отношении физиологических признаков. В то время как исходная форма озимой пшеницы 0648 (тип сорта Кооператорки) отличается слабой зимостойкостью, среди растений пшеничного типа в потомстве гибридов появились формы, значительно более зимостойкие, что доказывает роль ржи в повышении холодостойкости гибридов. Исследования Саратовской станции определенно указывают на возможность усиления холодостойкости пшеницы при помощи скрещивания с рожью, хотя и не до такой степени, как у ржи. Ряд гибридных форм пшеничного типа оказался интересным в смысле мукомольно-хлебопекарных свойств. Найдена форма 46/131, по урожайности и холодостойкости приближающаяся к лучшему советскому стандартному сорту по холодостойкости — 0329 (выведенному Саратовской станцией). В последнее время обнаружен гибрид 434/154, совпадающий, а иногда и несколько превышающий по холодостойкости 0329.

По мнению Г. К. Мейстера, в такого рода скрещиваниях имеет место не только расщепление, но и мутационные процессы. Крайне редко в потомстве гибридов образуются растения, приближающиеся к ржаному типу (единичные экземпляры на много тысяч растений). В общем в расщеплении проявляется склонность в сторону пшеничного родителя.

Промежуточные типы, образующиеся в большом числе, или бесплодны, или слабо плодовиты. Основную массу составляют растения пшеничного типа, из них часть бесплодных, но многие и с нормальной плодовитостью.

Обнаружены амфидиплоидные формы с 56 хромосомами (рожь имеет 14 хромосом, пшеница-родитель 42 хромосомы). Более 20 растений промежуточного типа, обнаруженные во втором поколении среди большого числа растений в 1926—1927 гг., оказались почти нормально плодовитыми и нерасщепляющимися в последующих поколениях. По исследованиям Г. А. Левитского, они оказались типичными амфидиплоидами с 56 хромосомами (42 хромосомами пшеницы и 14 хромосомами ржи).

Эти амфидиплоиды, совмещающие свойства ржи и пшеницы, названы Г. К. Мейстером *Secalotricum*. Элер называет эти формы *Triticale*. Такие же амфидиплоидные формы нашел в значительном числе В. Н. Лебедев (1934). По холодостойкости они уступают стандарту озимой пшеницы 0329, отличаются череззерницей и по качеству хлеба уступают значительно пшенице. При скрещивании с рожью *Secalotricum* дает от 30 до 50% удачного оплодотворения, но полученное зерно большей частью не прорастает. При скрещивании с пшеницей процент оплодотворения значительно выше, причем зерно прорастает почти нормально. У таких гибридов первое поколение почти нормально по плодовитости и в дальнейшем расщепляется на ряд пшеничных форм, хотя и сильно измененных, по-видимому связанных с присутствием ржаных хромосом.

Путь использования амфидиплоидов для дальнейших скрещиваний, возможно, позволит решить ряд практических задач селекции.

Цитологическая картина поведения ржано-пшеничных гибридов (не амфидиплоидов), изученная Кихарой (Kihara, 1919), а также В. Р. Заленским, А. В. Дорошенко, Блейер (Bleier), Томсон (Thompson, 1926), В. Н. Лебедевым (1932, 1933) и Каттерман (Kattermann, 1934), обнаруживает множество дисгармоний, несбалансированный хромосомный аппарат, унивалентные хромосомы. Геном ржи (7 хромосом) не гомологичен ни с одним из геномов видов пшениц (ABC), и бивалентов в F_1 от соединения ржаных и пшеничных хромосом образуется очень мало (В. Н. Лебедев). Если таковые в ограниченном числе и наблюдаются, то не исключена возможность появления их за счет аутосиндеза хромосом мягкой пшеницы (Лебедев, 1932, 1933). Далее, характерно при соединении хромосом, если таковое осуществляется, соединение их концами, а не вдоль, как это происходит при близких скрещиваниях.

Число хромосом у растений F_2 от возвратного скрещивания F_1 с пшеницей обычно колеблется между 38 и 49; большинство растений имеет 47—49 хромосом, т. е. кроме 42 пшеничных еще 5—7 ржаных. Эти последние элиминируются в дальнейших поколениях, и в F_3 и в F_4 бóльшая часть растений характеризуется хромосомами пшеницы и внешне неотличима от пшеницы. Эти пшеничные растения вполне плодовиты, редукционное деление у них протекает нормально. Другая часть потомства, имеющая еще ржаные хромосомы (и ржаные признаки), отличается частичной стерильностью, редукционное деление у ней идет неправильно. Но изредка и среди этих растений попадаются вполне плодовитые формы со ржаными признаками, что, по-видимому, объясняется наличием в них целого парного набора хромосом ржи на месте пшеничных хромосом или обменом отдельных частей хромосом ржи. Известен уже ряд таких вполне плодовитых новообразований. В. Н. Лебедеву (1932, 1933) на Украине удалось получить при повторном скрещивании F_1, а также F_2 с рожью 28-хромосомную сбалансированную форму. Эта новая форма содержит

соматический набор 14 ржаных хромосом и 14 пшеничных хромосом, т. е. в данном случае имел место аутосиндез пшеничных хромосом.

В одной гибридной семье В. Н. Лебедевым установлена высокая степень аутосиндеза. У пентаплоидного растения в F_2 этой семьи, имевшего набор хромосом мягкой пшеницы и 2 гомологичных набора ржи, в мейозисе обнаружено 12—14 бивалентов; 7 из них, очевидно, образовались за счет конъюгации гомологов ржи, 7 других — за счет аутосиндетических бивалентов хромосом мягкой пшеницы в пределах ее гаплоидного набора, т. е. имела место конъюгация двух пшеничных геномов, третий геном остался в унивалентном состоянии. Редукционное деление у этой 28-хромосомной формы протекало сравнительно нормально, хорошей пыльцы оказалось свыше 70%. Плодовитость превышала 60%. Морфологически эта форма отличалась и от ржи и от пшеницы. Потомство этой формы проявляло расщепление в отношении признаков расового порядка, сохраняя при этом общий морфологический тип и хромосомный состав.

По-видимому, разные формы пшеницы по-разному склонны к аутосиндезу при скрещивании с рожью (Лебедев).

Саратовской станцией также обнаружены гибриды с 28—29 хромосомами, отличающиеся сравнительной холодостойкостью, но в то же время и череззерницей.

Большой практический интерес в потомстве гибридов представляет особенно значительная группа растений пшеничного типа, на которой преимуществено и сосредоточилось внимание саратовских селекционеров.

Значительное разнообразие этой группы, выходящее определенно за пределы исходной пшеницы, позволяет рассчитывать на получение желаемых сочетаний в смысле качеств пшеницы и холодостойкости ржи. Многие из новых форм неотличимы от пшеницы *T. vulgare*. Некоторые из них представляют типичные мягкие пшеницы, но найдены, как указывалось выше, отдельные формы, определенно заимствовавшие морфологические признаки у ржи, как например опушение под колосом, сохраняя при этом 42-хромосомную базу. Дальнейшие исследования ржано-пшеничных гибридов представляют исключительный интерес, и, во всяком случае, теоретически доказана возможность заимствования свойств ржи и присоединения их к пшенице. Перегруппировка хромосом включительно до аутосиндеза и вероятность массового получения разнообразных амфидиплоидов (В. Н. Лебедев) открывают новые возможности, которых мы не знали раньше, в смысле получения плодовитых сбалансированных форм. Сочетание свойств ржи с пшеницей представляет, конечно, огромный интерес и в смысле позаимствования у ржи зимостойкости, болезнеустойчивости, скороспелости, а также нетребовательности к почвенным условиям. Немецкие селекционеры особенно заинтересованы в создании сорта пшеницы для легких почв.

Надо сказать, однако, определенно, что получение сочетаний наиболее ценных пшеничных признаков с зимостойкостью ржи, с малой требовательностью последней к почвенным условиям представляет задачу большой трудности. Несмотря на громадный масштаб работы Саратова и 18 лет упорного труда, сами исследователи (Г. К. Мейстер) признают, что до практического решения идеального сочетания зимостойкости ржи с высокими качествами пшеницы еще далеко. В опытах Государственного сортоиспытания лучшие выведенные до сих пор ржано-пшеничные гибриды 46/131 и 21/36 не обнаружили заметных преимуществ над обычными сортами мягкой пшеницы ни в смысле зимостойкости, ни в смысле других качеств. Превышая несколько исходную родительскую форму по зимостойкости, они все же уступают ржи. Возможно, что в этом отношении окажется более интересным новый сорт пшенично-ржаного гибрида Саратовской станции Эритроспермум 12/15, ныне размножаемый, с хорошей хлебопекарной способностью, по холодостойкости превосходящий Гостианум 0237, являющийся ныне наиболее надежной озимой пшеницей в степной части Украины и в северных районах Северного Кавказа. «Пока что, — пишет проф. Г. К. Мейстер (1934) — нам не удалось, скрещивая пшеницу с рожью, резко сдвинуть вид мягких пшениц с мертвой точки в отношении свойства холодостойкости. Вопрос оказался гораздо сложнее, чем представлялся нам в начале исследования» (стр. 69).

Амфидиплоиды, встречающиеся среди гибридов ржи и пшеницы, в позднейших поколениях представляют собой оригинальные формы, сочетающие свойства ржи и пшеницы при сравнительно нормальной продуктивности, но, к сожалению, они не отвечают тем требованиям, которые поставлены перед ними селекционерами. Они могут быть использованы для дальнйших скрещиваний.

Большую работу по ржано-пшеничным гибридам за последние 10 лет проводит Аргентинская станция, руководимая д-ром Вильямсоном, с которой нам пришлось ознакомиться в 1933 г.

В отличие от Саратова внимание аргентинских селекционеров было направлено преимущественно в сторону промежуточных типов в смысле морфологии колоса — они полагали, что таким образом от скрещивания будут иметь искомые сочетания. В результате упорной работы станцией получены вполне продуктивные формы, по внешнему виду занимающие промежуточное положение между пшеницей и рожью. Это своеобразные растения, которые систематик не может отнести ни ко ржи, ни к пшенице. По исследованию Д. Костова (1934 г.), эти гибриды имеют 42 хромосомы, как мягкие пшеницы. По качеству зерна, по трудности обмолота и по низкой, сравнительно с пшеницей, урожайности эти растения не могут конкурировать с пшеницей. Аргентинской станции

предстоит еще большая углубленная работа с применением методов возвратных скрещиваний, а пока эти формы никоим образом не представляют конкурентов пшенице.

Во всяком случае, большой многолетний опыт Саратовской и Аргентинской станций показывает значительные трудности, с которыми приходится иметь дело практику-селекционеру при междуродовой гибридизации пшеницы с рожью и которые надо учитывать, приступая к этому скрещиванию. Работа эта требует большого масштаба, большой настойчивости и цитологического контроля.

Возможно, что разработка новых методов, широкое применение возвратных скрещиваний, подбор новых биотипов или других видов позволят наметить более быстрое решение практической задачи ([5]).

А. И. Державин провел в большом масштабе скрещивание видов пшеницы с *Secale montanum* — многолетней рожью и получил большое количество гибридных семян (до 200 000). При самоопылении F_1 было обычно стерильным. При скрещивании с пшеницей было получено 164 зерна на 189 474 цветка, т. е. 0.09% удачного оплодотворения. Наиболее трудно скрещиваются с многолетней рожью однозернянка и *T. dicoccum.* Доминирует многолетний образ жизни ржи с ломкостью колосового стержня. В последующих поколениях А. И. Державину удалось получить пшеницу с многолетним образом жизни ([6]). Практическая ценность ее выясняется.

ГИБРИДЫ ПШЕНИЦЫ С ВИДАМИ AEGILOPS

Род *Aegilops* разработан систематически очень подробно и обстоятельно новейшими исследованиями П. М. Жуковского и А. Г. Эйга в Палестине и с цитологической стороны М. В. Сенянинавой-Корчагиной. *Aegilops* очень богат видами и разновидностями. История гибридизации пшеницы с видами эгилопс охватывает целое столетие. В 1826 г. Фабр описал естественные гибриды между пшеницей и эгилопс под названием *Ae. triticoides.* В найденных промежуточных формах, природа которых не была известна, ботаники XIX в. склонны были видеть родоначальника культурных пшениц, а в продуктах расщепления — постепенный эволюционный ряд от эгилопс до настоящих культурных видов пшеницы. Тщательные работы Годрона (1854—1877 гг.) выяснили, однако, совершенно отчетливо гибридную природу найденных промежуточных растений и участие в их образовании возвратных скрещиваний с родительскими формами.

Почти все крупные ботаники середины XIX в. интересуются гибридами пшеницы с эгилопс. Эдуард Регель, директор Петербургского бота-

нического сада, одновременно с Годроном вскрывает гибридную природу *Ae. triticoides*.

По выяснении роли гибридизации в образовании промежуточных форм интерес к этому вопросу падает и начинается период затишья, который прерывается новой волной интереса к гибридам пшеницы и эгилопс в XX в. в связи с открытиями в области цитогенетики. В природе обнаруживаются массовые явления гибридизации эгилопс с пшеницей. Персивалем в 1924 г. высказывается предположение об участии в происхождении *T. vulgare* некоторых видов эгилопс. На основании гомологичности 7 хромосом *Aegilops cylindrica* хромосомам мягкой пшеницы (геном C), дающим при скрещивании с *T. vulgare* 7 бивалентов, и соединения хромосом вдоль, а не концами, как обычно при отдаленных скрещиваниях, например у ржи с пшеницей, а также на основании морфологического сходства колоса этого вида с *T. spelta* Персиваль допускает происхождение пшениц путем естественных скрещиваний пшениц группы эммера с каким-либо видом рода *Aegilops*. Сакс на основе цитологических исследований разделяет гипотезу Персиваля. Начинается большая экспериментальная работа по скрещиванию видов *Aegilops* с различными видами пшениц. Этому разделу в последнее время посвящаются десятки исследований.

Все виды *Aegilops* скрещиваются с разными видами пшениц, особенно когда в качестве материнского растения берется *Aegilops*. Средний процент завязывания зерна на общее число опыленных цветков в таких скрещиваниях Элер принимает за 6.8%. Легче всего скрещиваются виды, цветущие одновременно. Число хромосом у исходных видов при этом, как показало исследование (Oehler), не имеет решающего значения, наиболее слабо скрещиваются с пшеницей виды, имеющие 7 хромосом. Но этот вопрос еще нуждается в опытной проверке, ввиду большого числа видов *Aegilops*.

Обыкновенно всхожесть семян от скрещиваний, легко удающихся, довольно высока, а от скрещиваний, удающихся с трудом, — мала.

F_1 выявляет промежуточные признаки, но в общем тип *Aegilops* явно доминирует. Это явление специфично для всех скрещиваний пшениц с этим родом. Растения F_1 обычно стерильны, пыльники не открываются. При самоопылении семян, как правило, не получается. Возвратные скрещивания с родителями дают малый результат (0.3—0.4%). Если предоставить растения перекрестному опылению между собой, то, по подсчетам Элера, в среднем образуется 1 семя на 312 цветков.

Бесплодие объясняется дисгармониями в редукционном делении, хромосомы видов пшеницы и *Aegilops* негомологичны или лишь частично гомологичны. До сих пор только у вида *Aegilops cylindrica* обнаружен один геном (C), полностью гомологичный геному C мягкой пшеницы. Все другие геномы видов *Aegilops* (D, E, F, G, и S) не гомологичны хромосомам культурных пшениц или частично гомологичны (Oehler).

Как правило, наблюдается подавляющее большинство унивалентов или соединений хромосом пшеницы и видов *Aegilops* концами, а не вдоль; все это говорит о значительной обособленности видов *Aegilops* от пшениц.

Как показало цитологическое изучение гибридов *Triticum* × *Aegilops*, нередки случаи нередуцированных гамет, что в свою очередь связано с частотой унивалентных хромосом. Это обстоятельство способствует появлению амфидиплоидов, обладающих промежуточными свойствами и в то же время константных и плодовитых (*Aegilotricum*). Особенно много случаев амфидиплодии у гибридов между различными 28-хромосомными видами пшеницы и различными видами *Aegilops*. Такие амфидиплоиды получены Чермаком при скрещивании *Ae. ovata* × *T. dicoccoides* (n = 28), Блейером от скрещивания *Ae. ovata* × *T. durum* (n = 28), Кихарой и Катаямой (Kihara a. Katayama, 1931) — *T. dicoccoides* var. *kotschianum* × *Ae. ovata* (n = 28), Персивалем — *Ae. ovata* × *T. turgidum* (n = 28), Блярингемом — *Ae. ventricosa* × *T. turgidum*, Кихарой и Катаямой — *Ae. cylindrica* (n = 14) × *T. vulgare*.

Ряд амфидиплоидов получен также О. Н. Сорокиной в Институте растениеводства, именно: *Ae. longissima* (2n = 14) × *T. durum*; *Ae. triuncialis* (2n = 14) × *T. dicoccoides*; *Ae. triuncialis* × *T. dicoccum*; *Ae. triuncialis* × *T. polonicum*. Эти амфидиплоиды отличаются почти нормальной плодовитостью, нормальной конъюгацией хромосом и соединяют геномы пшениц и видов *Aegilops*. Растения отличаются самофертильностью; их можно с полным правом рассматривать как новые виды. Полученные амфидиплоиды используются для генетического изучения и выведения новых форм с еще большим числом хромосом. Амфидиплоиды, хотя и вполне плодовиты и представляют большой теоретический интерес, связанный с проблемой видообразования, тем не менее, к сожалению, далеки от тех форм, которые нужны селекционеру, ибо наследуют от *Aegilops* ряд нежелательных свойств, как мелкое зерно, плотную заключенность зерна в чешуях, ломкость колосового стержня.

Большой интерес представляют формы, не имеющие полного набора родительских хромосом, но все же отличающиеся сбалансированным типом хромосом, представляя почти нормальные продуктивные растения и в то же время сочетая признаки пшеницы и *Aegilops*. Такие формы обнаружены О. Н. Сорокиной при скрещивании *Ae. triuncialis* × *T. dicoccum*, при скрещивании *Ae. triuncialis* × *T. dicoccoides* и при скрещивании *Ae. ovata* × *T. persicum*. В последнем обнаружено ясное расщепление в дальнейших поколениях по ряду признаков, как окраска, опушение чешуй, число остей при сохранении общего промежуточного типа. В четвертом и пятом поколениях получаются формы, сходные с *T. vulgare* (Laumont, 1933) ([7]).

Все виды *Aegilops* скрещиваются друг с другом (Г. М. Попова; Oehler, 1934); в большинстве случаев они дают стерильных гибридов.

Геномы их, как показывают цитологические исследования, лишь частично гомологичны, что Элер объясняет тем, что виды *Aegilops* подверглись в эволюции большей дивергенции, чем виды *Triticum*, и тем, что эволюционно виды *Aegilops* более древние, чем виды пшеницы (Oehler, 1934).

Отметим любопытный факт синтетического получения *Ae. triuncialis* от скрещивания *Ae. caudata* × *Ae. umbellutata* (О. Н. Сорокина).

Как правило, при гибридизации пшениц с видами *Aegilops* тип *Aegilops* явно доминирует в F_2; отщепление промежуточных и пшеничных форм главным образом наблюдается в F_3.

Обмен хромосом и отдельных участков хромосом при отдаленной гибридизации позволяет поставить экспериментальную работу по выхватыванию отдельных ценных признаков из родительских видов. Гейнц в Пульмане (штат Вашингтон) указывает на получение гибридной формы пшеницы от скрещивания пшеницы с *Aegilops*, отличающейся иммунитетом к грибным заболеваниям. Насколько нам известно, это единственный случай; притом и полученные формы еще полностью не удовлетворили запроса практической селекции.

В использовании видов *Aegilops* особенный интерес представляют полученные амфидиплоиды. Хотя сами по себе они еще далеки до цели селекционера, но все же ближе, чем исходные дикие виды *Aegilops*. И, может быть, путем повторных возвратных скрещиваний и дальнейших сочетаний удастся подойти к конечной цели селекции.

Все виды *Aegilops* скрещиваются с *Secale cereale* и *S. montanum*, в особенности когда *Aegilops* берется в качестве материнского растения. Процент завязывания семян от таких скрещиваний, по Элеру, около 8. F_1 *Aegilops* × *Secale*, как правило, стерильно, пыльца недоразвита. Возвратные скрещивания дают малый процент удачи (0.008%). Геномы ржи и *Aegilops* не гомологичны даже частично; хромосомы их не конъюгируют.

Все виды *Aegilops* скрещиваются также с *Haynaldia villosa* Schur. Пока удавалось получить гибриды в том случае, если в качестве материнского растения брался вид *Aegilops*; завязывается около 3.5% цветков. F_1 промежуточно по признакам, бесплодно. Возвратные скрещивания пока не удались (Oehler). Геном *Haynaldia* Y не гомологичен с геномами видов *Aegilops*; хромосомы их не конъюгируют.

ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫЕ ГИБРИДЫ

Попытки скрещивания обыкновенного ползучего пырея (*Agropyrum repens*) с пшеницей для выведения многолетней зимостойкой пшеницы делались многократно в разных странах, но или не давали никаких результатов, или, как иногда случалось, описываемые гибриды представ-

ляли собой результат ошибок, допущенных от самоопыления плохо кастрированной пшеницы, взятой за материнскую форму.

Совершенно по-новому поставлен вопрос о гибридизации пырея с пшеницей в последние годы в СССР, сначала на Саратовской селекционной станции, а затем в Омском институте зернового хозяйства, в Одессе и на других станциях (Верушкин, 1933; Цицин, 1933; Мейстер, 1934). В особенности широкую заботу в этом направлении развернул Н. В. Цицин в Омском институте зернового хозяйства. Так же, как и раньше, работы Н. В. Цицина и Саратовской станции (Г. К. Мейстер, С. М. Верушкин, А. П. Шехурдин) подтвердили нескрещиваемость обыкновенного пырея (*Agropyrum repens*) с пшеницей. Положительный результат, однако, получился при привлечении к скрещиванию других видов пырея, именно: *A. elongatum* (Host) P. B., *A. glaucum* (Desf.) Roem. et Schult., *A. intermedium* (Host) P. B. и *A. junceum* (L.) P. B., а также с *A. trichophorum* (Link) Richt., относимым рядом авторов к *A. intermedium*. (Систематика этих видов пока еще недостаточно разработана, а иногда под одним и тем же названием разумеются разные виды). По-видимому, в пределах некоторых «видов» имеются формы с разным числом хромосом. Недоработанностью систематики пырея объясняются, очевидно, некоторые разногласия в работе Саратовской и Омской станций. Все перечисленные виды, хотя экологически и физиологически очень близки к *A. repens*, отличаясь зимостойкостью, многолетним образом жизни и в ряде форм засухоустойчивостью и солевыносливостью, оказались сравнительно легко скрещиваемыми с пшеницей, когда пшеница бралась в качестве материнского растения и в обратном направлении (в последнем случае процент удачи меньше). Несмотря на морфологическую обособленность, которая заставляла систематиков выделять *Agropyrum*, ряд видов этого рода оказался сравнительно легко скрещиваем, давая иногда до 50 и 75% удачи. При этом с пыреем скрещивается не только мягкая пшеница, но также твердая и другие виды (*T. turgidum*, *T. dicoccum*). *A. elongatum* характеризуется 35 хромосомами (гаплоидное число), *A. glaucum* — 21 хромосомой. Н. В. Цицину удалось получить гибриды *T. monococcum* с *A. glaucum*, причем процент удачи был 70.2%. Особенно легко скрещивается с пшеницей вид *Agropyrum elongatum*, с которым проведено большое число скрещиваний. Этот вид также интересен своей устойчивостью к головне и ржавчине в условиях Западной Сибири.

В первом поколении доминирует многолетность и общий облик пырея, но с некоторыми чертами, заимствованными от пшеницы. Как правило, первое поколение является совершенно бесплодным (Г. К. Мейстер, С. М. Верушкин). Н. В. Цицину удалось найти среди массы стерильных растений первого поколения от скрещивания *T. vulgare* × *A. elongatum* 60 растений, проявивших самофертильность с образованием в среднем двух зерен на одном колосе.

Для получения дальнейших поколений как Саратовская, так и Омская станции прибегали к повторному опылению гибридов первого поколения пшеницей родительских форм. Так, Цицин, применяя повторное опыление пшеницей гибридов *T. durum* и *T. vulgare* с *A. elongatum*, на 3023 опыленных цветка получил 209 зерен, или 6.5% удачи; или в другом сочетании — от опыления пшеницей гибридов *T. vulgare* × *A. glaucum* на 2218 цветков было получено 89 зерен, или 4% удачи. Саратовская станция указывает для пырейных гибридов, опыленных пшеницей, процент удачи, равный 1.27 и даже 1.87%.

В общем процент удачи от повторного опыления значительно выше, чем у ржано-пшеничных гибридов при повторных опылениях их пшеницей, где, по опытам Саратовской станции, в среднем получается только десятая доля процента удачи. Реципрокные скрещивания в первом поколении дали идентичные растения.

Виды *A. cristatum*, *A. sibiricum*, *A. ramosum*, *A. desertorum*, *A. tenerum*, *A. gmelini*, *A. elymus*, по опытам Омской и Саратовской станций, не скрещиваются с пшеницей. Наиболее высокий процент удачи скрещивания получается от *T. durum*×*A. elongatum* и от *T. vulgare*×*A. glaucum*. Процент всхожести зерна у этих гибридов также высокий (Н. В. Цицин).

Саратовская и Омская станции (Н. В. Цицин и С. М. Верушкин) проследили расщепление до четвертого и, в отдельных случаях, до седьмого поколения. Гибриды пырея с применением повторных скрещиваний с пшеницей в дальнейших поколениях обнаружили резкое расщепление, выявив огромную амплитуду изменчивости, обычную при отдаленных скрещиваниях. В третьем и четвертом поколениях обнаружены формы с новыми признаками, напоминающими другие виды. Н. В. Цицин отмечает появление скверхедных, компактных форм колоса, ветвистых колосьев, наблюдается отщепление типа *durum* с различной плотностью и некоторые формы, напоминающие *Aegilops*. Самое существенное — это появление пшеничных форм с ценными хозяйственными признаками пырея, как зимостойкость, многолетность, устойчивость к болезням (*A. elongatum* устойчив к пыльной головне, ржавчине и мучнистой росе). В основной массе колосья второго и в особенности третьего поколения ближе к пшеничному типу. При скрещивании пшениц с гибридами второго поколения получается довольно высокий процент удачи, в среднем 50% (Н. В. Цицин).

С. М. Верушкин отмечает, что целые делянки в старших поколениях гибридов проявили себя устойчивыми к ржавчине и головне. Среди них — ряд пшеничных типов, представляющих несомненный практический интерес. Перспективные формы намечены в скрещивании твердых пшениц с *Agropyrum intermedium* и *A. trichophorum* (Верушкин, 1935).

Первое поколение гибридов пшеницы с пыреем при повторном скрещивании с пшеницей отличается склонностью к перекрестному опыле-

нию, что свойственно пырею, однако в этом отношении идет расщепление и в дальнейших поколениях выделяются формы, все более и более склонные к самоопылению. С дальнейшими поколениями повышается плодовитость, и, таким образом, намечается решение исключительно заманчивой проблемы создания многолетней пшеницы, зимостойких форм пшеницы, сортов пшеницы, переносящих солонцы (признак, характеризующий некоторые формы *Agropyrum*). Возможность вегетативного размножения пырея как путем отдельных частей корневищ, так и путем разделения кустов на несколько частей (до 300) облегчает значительно селекционную работу и дает возможность поставить задачу создания совершенно новых форм.

Мощность развития вегетативной массы гибридов первого поколения и отдельных растений дальнейших поколений выдвигает на очередь вопрос о выведении новых кормовых трав. Некоторые из гибридных растений обладают мощной корневой системой, первое же поколение превосходит в этом отношении даже пырей. Отсюда новая интересная задача создания засухоустойчивых форм — как яровых, так и озимых — и многолетних форм.

Многолетний образ жизни, по-видимому, доминирует, в особенности при скрещивании с озимыми пшеницами. В третьем поколении выделяются многолетние формы с типом колоса и зерна пшеницы, по абсолютному весу зерна доходя почти до нормального веса пшеницы. По качеству зерна выделяются весьма ценные формы. Многие из отщепляющихся форм с трудом отличимы от пшеничного растения. Колосья многих форм третьего поколения по общему типу должны быть отнесены к *T. vulgare*, но еще продолжают расщепляться (Верушкин). В некоторых случаях пшеничный тип растений сочетается с плодовитостью при самоопылении и с многолетним образом жизни (Верушкин). Интересно отметить также выделение однолетних гибридов в третьем поколении, отличающихся высокой продуктивностью с абсолютным весом зерна, не уступающим пшенице.

В потомстве гибридов от скрещивания яровой пшеницы и *A. elongatum* обнаружено значительное число типичных озимых форм, по колосу приближавшихся к пшенице. В 1934 г. одна Омская станция имела на полях до 50 000 растений в пятом поколении пшенично-пырейных гибридов. Большая работа развернулась также на Саратовской станции.

Первое поколение гибридов склонно к естественному опылению пшеницей, что может быть использовано практически.

Б. А. Вакаром и его сотрудниками была изучена цитология пшенично-пырейных гибридов (1934). Вскрытые факты представляют большой интерес. Изучение мейозиса у гибридов F_1 пшениц и пырея (*Agropyrum elongatum* и *A. glaucum*) показало, что по своему характеру он более приближается к типу мейозиса, наблюдаемого у междувидовых пшенич-

ных гибридов, чем к типу мейозиса при скрещиваниях междуродовых, например *Triticum* с *Secale* или даже с *Aegilops*. Самый замечательный факт — это наличие большого числа гомологичных хромосом у пшеницы и *A. elongatum* и *A. glaucum*. Максимальное число бивалентных хромосом в редукционном делении у F_1 гибрида *T. vulgare* (21) × *Agropyrum glaucum* (21) равно 14; 7 хромосом *T. vulgare* и 7 хромосом *A. glaucum* отказываются конъюгировать и дают 14 унивалентов. Иногда число бивалентов было меньше, наиболее частое число их 10. При этом соединение происходило не концами, как это обычно у гибридов пшеницы и видов *Aegilops* или ржи, но вдоль, что также указывает на большое сродство некоторых пшеничных хромосом и испытанных видов пырея, особенно *A. elongatum*. Не исключена возможность и явлений аутосиндеза между хромосомами одного и того же гаплоидного набора. Выводы Вакара подтвердились исследованиями А. А. Сапегина. По-видимому, некоторые формы пырея дают еще больший процент бивалентов при скрещивании с пшеницей. По мнению Вакара, по всей вероятности, конъюгируют между собой хромосомы геномов А и В (по 7 хромосом) от пшеницы с хромосомами двух геномов (по 7 хромосом) от *Agropyrum*. В исследованных видах пырея, как и у пшеничных, число хромосом является величиной кратной 7: у *A. elongatum* 70, у *A. glaucum* 42 (в соматических клетках).*

Число хромосом у F_1 гибридов в метафазах и анафазах первого деления (в пересчете на униваленты) всегда соответствовало сумме гаплоидных чисел хромосом обоих родителей, у F_1 *T. vulgare* (21) × *A. glaucum* (21) оно равно 42 (2n), у *T. vulgare* (21) × *A. elongatum* (35) оно равно 56 (2n), у F_1 гибрида *T. durum* (14) × *A. elongatum* (35) оно равно 49.

Правильное расположение в мейозисе бивалентных хромосом по полюсам и экваториальное расположение унивалентов после расхождения бивалентов напоминает поведение междувидовых гибридов пшеницы. Наличие правильных метафазных пластинок также говорит о сравнительной сбалансированности хромосомальных наборов у пшенично-пырейных гибридов (Вакар, 1934). Иные соотношения хромосом наблюдаются обычно у междуродовых гибридов. Пыльца у пшенично-пырейных гибридов (F_1) хотя в общем весьма стерильна, но среди нее все же встречаются отдельные крупные нормальные пыльцевые зерна, которые, возможно, обладают способностью к оплодотворению. Нахождение Цициным самофер-

* В более поздней работе (1935) Б. А. Вакар нашел, что гибриды *Agropyrum elongatum* с *Triticum vulgare* способны образовывать до 21 бивалентных хромосом, что говорит о значительном родстве этих видов растений. Вакар полагает, что все хромосомы мягкой пшеницы в числе 21 конъюгируют с 21 хромосомами *Agropyrum elongatum*, т. е. что в целом наборе хромосом *A. elongatum* присутствуют хромосомы всех трех геномов мягкой пшеницы. Остающиеся 14 хромосом *A. elongatum* также могут конъюгировать между собой (аутосиндез), и таким образом иногда образуются зиготы с 28 парами хромосом.

тильных растений F_1 служит тому доказательством. Установленные цитологические факты заставляют Б. А. Вакара признать, что виды пырея *A. glaucum* и *A. elongatum* скорее относятся к роду *Triticum*, чем к роду *Agropyrum*. Заметим, что во всяком случае экологически виды пырея настолько резко отличаются от пшениц, что объединять их с пшеницей было бы преждевременно.

Все изложенное говорит за то, что некоторые виды пырея, по-видимому, стоят генетически значительно ближе к пшенице, чем это предполагалось до сих пор. Большое число видов в пределах этого рода, возможность разнообразных сочетаний открывают новые перспективы.

Установленные факты дают надежду на возможность по-новому подойти к проблеме пшеницы в условиях нашего сурового континентального климата. Вегетативное размножение пырея позволяет еще более расширить возможность селекции.

Роль индивидуальности исходных форм при скрещивании очень велика. Так, две чистые линии твердой пшеницы 0432 и 010 были опылены одной и той же формой *A. intermedium*, причем в первом случае процент удачи оплодотворения равнялся 90, а во втором — 2. И, обратно, при опылении одного константного гибрида из твердых безостых пшениц двумя различными формами *A. intermedium* в одном случае было получено 8.5%, а в другом 84% удачного оплодотворения (Г. К. Мейстер). Работа эта требует большого масштаба в силу сложного процесса расщепления и необходимости полного устранения стерильности. Задача соединения в одном сорте множества ценных качеств, при заимствовании их от двух различных родов и даже разных, далеко отстоящих видов, теоретически представляется весьма сложной, требующей большой настойчивости, большого масштаба, относительно большого числа генераций для доведения ее до конечной цели, к которой стремится селекционер. Высокие требования к сорту пшеницы в отношении зерна и в то же время множество других свойств обусловливают теоретически очень редкое появление необходимых сочетаний. Просмотренные нами гибриды F_4 и F_5 особенно нуждаются в улучшении формы зерна. Повторные скрещивания для присоединения ценных свойств, очевидно, будут играть особенно важную роль в этом сочетании.

При дальнейшем исследовании гибридов пшениц и пырея придется учитывать сложность процесса расщепления и направить внимание на изыскания скорейших путей создания необходимых сочетаний. Во всяком случае в свете приведенных фактов поставленная задача представляет совершенно исключительный интерес и теоретически, и практически.

Самый род *Agropyrum*, охватывающий в своей эволюции континенты Азии, Европы и Северной Америки и представленный многими видами и формами, требует планомерного всестороннего изучения и вовлечения новых видов в скрещивание с пшеницей.

Уже в настоящее время можно считать, что путем скрещивания пшеницы с пыреем удается получить новые ценные кормовые злаки, что само по себе представляет крупную задачу для Западной Сибири и юго-востока европейской части СССР ([8]).

ГИБРИДЫ ПШЕНИЦЫ С HAYNALDIA

Все виды культурной пшеницы скрещиваются с средиземноморским видом *Haynaldia villosa* (или *Triticum villosum*), особенно когда в качестве материнского растения берется пшеница. Процент удачи обычно очень небольшой. И в наших опытах (с *Triticum vulgare*), и в скрещиваниях Чермака, Элера и других исследователей число завязавшихся зерен на общее число опыленных цветков не превосходило 1—2%. По внешнему виду гибриды F_1 имеют промежуточный характер, доминируют признаки пшеницы. Гибриды F_1 характеризуются бесплодной пыльцой. Возвратные скрещивания в результате аномалий в редукционном делении дают малый процент завязи (по Элеру, 0.06%).

Геном *Haynaldia* Y негомологичен с геномами ABC пшениц, при скрещивании с пшеницей все хромосомы в F_1 униваленты. Женские гаметы часто нередуцированы. Чермаку удалось получить плодовитый константный амфидиплоид от скрещивания *Triticum turgidum* с *Haynaldia villosa*, аналогичный по поведению *Aegilotricum* и *Triticale*.

Пока не удалось получить гибридов *Haynaldia* с культурной рожью ни в том случае, когда рожь бралась за материнское растение, ни в обратном направлении.

ГИБРИДЫ, СОВМЕЩАЮЩИЕ В СЕБЕ СВОЙСТВА ТРЕХ И БОЛЕЕ ВИДОВ И РОДОВ

Генетико-цитологические исследования установили весьма важные факты аутосиндеза у пшеницы и возможность его использования для дальнейшей работы по междувидовой и междуродовой гибридизации. Некоторые наборы хромосом, другими словами — геномы, сходны и гомологичны у разных видов и даже родов хлебных злаков.

Однозернянки характеризуются геномом			. . . . . A
Triticum timopheevii	»	»	. . . . AG
Виды группы твердой пшеницы характеризуются геномом			. . . . AB
» » мягкой »	»	»	. . . ABC
Рожь — *Secale cereale*	»	»	 X
Aegilops cylindrica	»	»	. . . . CD
Остальные виды *Aegilops*	»	»	DEFGS
Agropyrum glaucum	»	»	. . . ABZ
Haynaldia villosa	»	»	. . . . . Y

Геномы, обозначенные одними и теми же буквами, гомологичны или вполне, или частично, т. е. образуют биваленты при конъюгации. Геномы, обозначенные разными буквами, при соединении вызывают неправильности в редукционном делении, хромосомы их не конъюгируют, и обычно такого рода гибриды стерильны. Но и здесь амфидиплоидия и включение парных геномов могут привести к плодовитым оригинальным сочетаниям, теоретически открывающим интереснейшие возможности в смысле экспериментального подхода к видообразованию.

Aegilops cylindrica, по данным цитологического исследования, имеет один геном, т. е. одну семерку хромосом, общую с *Triticum vulgare*, другой его геном в двойном количестве (14) имеется у *Aegilops ovata* [см. интересную схему сходства геномов пшениц и видов *Aegilops* в работе Азе (Aase, 1930)].

В. Н. Лебедев (1932, 1933), исследуя потомство мягкой пшеницы (21 хромосома) с рожью (7 хромосом), опыленное снова рожью, обнаружил, как это было выше указано, в потомстве появление 28-хромосомной формы (2n), содержащей полный соматический набор ржаных хромосом (14) и 14 хромосом пшеницы *T. vulgare*. Полученная форма, занимающая морфологически промежуточное место между рожью и пшеницей, отличается сравнительной плодовитостью, сравнительно нормальным редукционным делением и хорошей пыльцой (свыше 70%), 14 бивалентов, образовавшихся в данном случае и обусловившие нормальную зиготу, произошли от конъюгации (7 + 7) негомологичных пшеничных хромосом гаплоидного набора мягкой пшеницы и 7 пар ржаного набора.

Явления конъюгации между различными хромосомами одного и того же гаплоидного набора (аутосиндез) были обнаружены и на других растениях.

Видообразование мягкой пшеницы, по мнению В. Н. Лебедева, происходило двумя главными этапами: образованием тетраплоидных видов и возникновением гексаплоидного вида в результате гибридизации. Новейшие данные В. А. Поддубной о морфологическом различии хромосом в пределах 14-хромосомной группы (гаплоидное число) заставляют, однако, сомневаться в этом утверждении Лебедева.

Отсутствие в большинстве случаев бивалентов в мейозисе гибридов первого поколения пшеницы с рожью, по мнению В. Н. Лебедева, свидетельствует об отсутствии в хромосомном наборе мягкой пшеницы ржаных и родственных им хромосом, которые бы должны были иметься у мягкой пшеницы, если, как это полагает Г. К. Мейстер, мягкая пшеница произошла от какого-либо вида группы твердой пшеницы и ржи при их гибридизации путем сложения хромосомных наборов. Причины, определяющие возможность и невозможность конъюгации хромосом, пока остаются мало выясненными. Естественно предполагать, что в случаях

конъюгации геномов имеется наличие филогенетической гомологии (родства).

Факты аутосиндеза хромосом у мягкой пшеницы отмечены Винге (Winge, 1924), Нильссоном-Лейсснером (Nilsson-Leissner, 1925) и Гаскинсом (Huskins, 1928) и, по-видимому, имеют место в ряде скрещиваний, особенно когда один из родителей имеет большое число хромосом.

По исследованиям В. Н. Лебедева, аутосиндез распространяется на большее или меньшее число пар хромосом в зависимости от взятых исходных форм пшеницы, т. е. различные расы пшеницы в разной степени склонны к аутосиндезу. Отсюда он заключает о сходстве двух геномов мягкой пшеницы. По его мнению, факт наличия аутосиндеза у пшеницы свидетельствует о значительной степени родства между пшеничными хромосомами одного и того же гаплоидного набора. Третий пшеничный геном, остающийся в унивалентном состоянии, как предполагает Лебедев, должен быть отличным от двух конъюгирующих между собою геномов.

Чермак (Tschermak, 1925) наблюдал естественные гибриды между тремя родами: *Aegilops*, *Triticum* и *Secale*, названные им *Aegilotricale*. Лейти и Сандо получили искусственно гибриды между *Aegilops ventricosa* × *Triticum turgidum* × *Secale cereale*, т. е. трехродовой гибрид, названный ими *Aegilotriticale*. Полученные гибриды заимствовали морфологические признаки, как опушенность стебля под колосом, форму чешуй и др., от всех трех родов. Гибриды оказались совершенно бесплодными, их не удалось скрестить ни с *Aegilops ventricosa*, ни с *Secale cereale* (Leighty a. Sando, 1927).

Д-ром Донче Костовым выдвинута в последнее время новая мысль о применении метода т р о й н ы х видовых гибридов пшеницы для получения сочетания ценных признаков, распределенных между отдельными отдаленными видами.

Он нашел, что гибриды *T. dicoccum* × *T. monococcum* при скрещивании с *T. vulgare* в некоторых сочетаниях дают трехгеномные гибриды *T. dicoccum* × *T. monococcum* × *T. vulgare* с 42 соматическими хромосомами. 14 хромосом при этом заимствуются от *T. dicoccum*, 7 от *T. monococcum*, 21 от *T. vulgare*. Эти гибриды оказались частично плодовитыми. Возможно, что некоторые из сочетаний такого рода смогут представить ценный материал для селекции как сами по себе, так и в особенности для обратных скрещиваний с *T. vulgare*. Исследования Костова, Гудспида, Эгиза и других авторов показали в случае с табаком возможность получения таким образом совершенно плодовитых, сбалансированных в их хромосомальном аппарате типов. Более того, становится более чем вероятной гипотеза о происхождении обыкновенного культурного табака от соединения геномов нескольких диких видов табака (например, *Nicotiana rusbyi* и *N. sylvestris*).

Д-р Костов предлагает использовать возможность присоединения, например, ценных качеств *T. monococcum*, как иммунитет к ржавчине, к группе твердых и мягких пшениц путем использования нередуцированных гамет *T. monococcum* для оплодотворения нормальных гамет эммера или мягких пшениц. Так, например, в его опытах гибрид *turgidum* (n) × *monococcum* (2 n) оказался почти плодовитым, гибрид же *T. vulgare* (n) × *T. monococcum* (2 n) — частично плодовитым. В потомстве последнего скрещивания появляются почти вполне плодовитые растения; среди них ряд растений с 28 хромосомами и почти нормальным редукционным делением. Для этой же цели он рекомендует использовать *T. timopheevii.*

Метод д-ра Костова требует, по-видимому, значительного масштаба скрещиваний, ибо бо́льшая часть таких сочетаний является почти бесплодной, но не исключена возможность путем подбора соответствующих геномов, путем проведения циклических скрещиваний, введения в гибридизацию всего видового разнообразия подыскать соответствующие сочетания. Во всяком случае, селекционер должен учитывать возможности перегруппировок целых геномов, представленных семерками хромосом у видов пшениц и близких к ним родов. На этом пути вероятно получение в будущем интереснейших новых форм.

Исследования Л. Н. Делоне и его сотрудников привели к получению другого трехгеномного гибрида, сочетающего геномы твердой пшеницы, ржи и мягкой пшеницы, причем полученная форма оказалась частично плодовитой. Рожь, как известно, характеризуется так же, как и однозернянки, 7 хромосомами, но последние отличны от хромосом однозернянок. Интересно, что в то время как гибриды ржи с твердыми пшеницами (F_1) обладают чрезвычайно пониженной плодовитостью, обнаруживая большое количество ненормальной пыльцы, при прибавлении дополнительного генома мягкой пшеницы такие гибриды повышают плодовитость.

Мюнтцинг (Müntzing, 1935) на Свалёфской станции получил частично плодовитый гибрид *T. turgidum* × *Secale cereale* × *T. vulgare.* Хромосомы у этого гибрида обнаружили в первой метафазе 14 бивалентных и 14 унивалентных сочетаний ($14_{II} + 14_{I}$). Сочетания хромосом при этом явно показывают негомологичность хромосом ржи с хромосомами мягкой пшеницы, что доказывает, по мнению Мюнтцинга, неправильность предположения (Г. К. Мейстер) о происхождении мягкой пшеницы через скрещивания эммера (*T. dicoccum*) с рожью. Полученный гибрид фенотипически сочетал свойства всех трех родителей по морфологии колоса.

Рядом исследователей (Gaines, Kihara, Б. И. Васильев и др.) были обнаружены гаплоидные формы у пшениц, по-видимому, особенно часто получаемые в результате отдаленной гибридизации, а также воздействия

рентгеновских лучей на пыльцу перед оплодотворением. Такого рода пыльца способствует партеногенетическому развитию зародышей. Путем рентгеновских лучей было получено, например, много гаплоидных форм (16) у *T. monococcum* (Katayama, 1934). Гаплоидные формы, как правило, отличаются более низким и более ослабленным ростом и бесплодны. Они получены у всех трех хромосомальных групп пшеницы: у однозернянок, *T. persicum* (Б. И. Васильев), *T. durum*, *T. compactum* (Gaines и Aase), у *T. vulgare*. Если у таких гаплоидных форм удалось бы вызвать удвоение хромосомального аппарата, то можно получить идеальные чистые линии и восстановить плодовитость.

МУТАЦИИ У ПШЕНИЦ

Наряду с естественной и искусственной гибридизацией в формообразовании у пшеницы имеют значение также мутации. Многообразие пшениц, очевидно, обусловливается, с одной стороны, мутациями, а с другой — широко распространенным в прошлом и в настоящее время процессом гибридизации.

В литературе приводится большое число описаний естественных мутаций у пшеницы; приводятся случаи появления остистых форм из безостых родительских форм. Особенно часты случаи так называемых спельтоидных мутантов, впервые описанных обстоятельно Нильссоном-Эле, а затем наблюдавшихся и изучавшихся многими авторами (Lindhard, Åkerman, Håkansson, Kajanus, Huskins, Winge, Филипченко, Делоне и др.). Почти каждая селекционная станция отмечает случаи появления таких спельтоидных мутаций. Такие мутанты проявляют некоторые признаки *T. spelta*, как обрубленность колосковой чешуи, рыхлость колоса, плотно заключенное зерно. Иногда мутации охватывают только одну сторону колоса, т. е. мы имеем дело с химерой. Часто мутации захватывают целый комплекс признаков. В большинстве случаев мутирует только одна гамета, поэтому мутанты являются гетерозиготными.

Изучение расщепления показывает, что в данном случае обычно имеет место мутация одного гена, но он действует плейотропно на ряд признаков. Биологически такие спельтоидные формы, как отмечает Нильссон-Эле, характеризуются несколько пониженной продуктивностью. Спельтоиды в последние годы подверглись цитологическому исследованию. Винге (Winge, 1924) и Гаскинс (Huskins, 1928) объясняют поведение спельтоидных мутаций как результат хромосомальных абберраций, возникающих в результате неправильностей в распределении хромосом. Гаскинс нашел, что разные типы спельтоидов характеризуются разным числом хромосом. В типе A число хромосом нормально (42). Гетерозиготные спельтоиды типа B имеют 41 хромосому, т. е. являются моно-

сомиками. Тип С имеет 43 хромосомы (трисомик), а происшедшие от него гомозиготные спельтоиды — 44 хромосомы (тетрасомики). По-видимому, в ряде случаев дело еще сложнее (Васильев, 1929).

Рядом авторов отмечено появление карликовых мутаций (Вильморен и др.). Фрувиртом отмечено появление вегетативных мутаций, как например образование в кусте безостой пшеницы отдельных побегов с остистыми колосьями. Спельтоидные вегетативные мутации у *T. vulgare* обнаружены М. Г. Туманяном в Армении.

Сравнивая пшеницу с другими растениями, все исследователи отмечают, что пшеница, по-видимому, мутирует значительно реже, чем другие растения, как например львиный зев, ячмень, кукуруза. Наиболее часты у пшеницы, по-видимому, вегетативные мутации. М. Г. Туманяном в Армении констатированы весьма частые факты вегетативных мутаций, в особенности у мягких и карликовых пшениц.

Открытая д-ром Меллером возможность ускорения мутационного процесса при помощи рентгеновских лучей стимулировала работу в направлении получения искусственных мутаций у пшениц. Большая работа в этом направлении ведется в последние годы, в особенности в Миссурийском сельскохозяйственном колледже д-ром Стадлером, а у нас Л. Н. Делоне, А. А. Сапегиным, а также Всесоюзным институтом растениеводства. Рентгеновские лучи действительно вызывают множество мутаций в различных направлениях. При этом вызываемые изменения качественно весьма различны. Во-первых, имеют место генные мутации, особенно интересные для селекционера; во-вторых, подавляющее большинство новообразований представляют хромосомальные аберрации; и, наконец, в-третьих, приходится резко отличать от двух предыдущих типов крупные физиологические изменения, которые могут вызывать рентгеновские лучи, как например ускорение роста, изменение хлорофилла и т. д., получающиеся в результате облучения семян. Чаще всего имеет место фрагментирование хромосом; по-видимому, также часты и транслокации. Очень частое явление — униваленты в редукционном делении; нередки три- и квадриваленты. Часто встречается аномальное редукционное деление с беспорядочно разбросанными хромосомами (Сапегин, 1934).

Хромосомальные абберрации сопровождаются слабой жизненностью и поэтому во втором поколении выживают в небольшом числе. На второй год среди измененных особей остаются главным образом генные мутации. В результате воздействия рентгеновских лучей обычно у пшениц получается: у мягкой — пестрое первое поколение, вырастающее из рентгенизированных половых клеток; среди них множество спельтоидов; многие из них стерильны. Второе поколение сравнительно однородно. Разные формы пшениц дают под воздействием лучей неодинаково мутирующее первое поколение (А. Сапегин).

У твердой пшеницы разнообразие форм в первой генерации меньше; наблюдается повторение небольшого числа типов: с мягкой чешуей, вытянутыми зубчиками, мелкой или вытянутой чешуей (А. Сапегин). Большинство этих аберрантов стерильно. Второе поколение, как и у мягкой пшеницы, здесь также однообразно, и новообразования представлены генными мутациями.

Хромосомальные аберрации в подавляющем большинстве случаев как у мягких, так и у твердых пшениц стерильны.

Генные мутации являются преимущественно рецессивными и отличаются в массе малой жизненностью; нередки случаи проявления уродств; многие мутанты в большей или меньшей мере стерильны. Но не исключены редкие случаи ценных мутаций: например, А. А. Сапегин в первых своих работах указывает на получение таким образом более холодостойких форм озимой пшеницы. Л. Н. Делоне склонен видеть среди мутантов пшеницы ряд ценных форм.

Стадлер отмечает закономерность в проявлении мутаций у пшениц и овсов, указывая, что виды с меньшим числом хромосом мутируют больше, чем виды с увеличенным, кратным числом хромосом. Это касается генных мутаций. Стадлер связывает эту правильность с наличием удвоенного и утроенного числа генов у видов с большим числом хромосом. Результаты опытов, проведенных отделом генетики Института растениеводства (Г. Г. Батикян), заставляют сомневаться в этом положении Стадлера. Во всяком случае, закономерности, установленные Стадлером, не могут быть распространены на весь генный состав многохромосомных пшениц.

Исследование в этом направлении еще продолжается, и пока еще рано подытоживать результаты, но все же нельзя не отметить с точки зрения селекционера получение таким путем преимущественно форм биологически малоценных. Подавляющее большинство форм уступают исходным родительским формам. Для получения ценных мутаций таким путем необходим большой масштаб, прослеживание мутаций в ряде поколений, ибо ценные формы могут отщепиться и в дальнейших поколениях, так как, вероятно, как у естественных мутаций, наиболее частым случаем является мутация одной гаметы.

Даже такие исследователи, как Стадлер и Меллер, особенно много работавшие по применению рентгеновских лучей для получения новых форм, считают более целесообразным в работе с хлебными злаками применение гибридизации. К этому же выводу пришел в последнее время А. А. Сапегин (1934), признав, что, хотя в редких случаях и могут быть полезные для селекционера генные мутации у пшеницы, все же основным путем искусственного формообразования является гибридизация различных географических рас и близко родственных видов. Большее

значение мутациям пшеницы, как естественным, так и искусственно полученным, придает Л. Н. Делоне (1934).

Что касается воздействия других факторов на получение искусственным путем мутаций у пшеницы, то пока определенных результатов в этом отношении нам не известно. Возможно, что ультрафиолетовые лучи, как глубоко проникающие в клетки, смогут быть использованы для этой цели. Во всяком случае, эта область подлежит еще разработке. Ввиду большого числа видов пшеницы, огромного разнообразия эколого-географических типов наиболее обещающим на ближайшее время является создание новых форм путем скрещивания. Теоретически раздел мутаций у пшеницы весьма интересен, ибо иначе трудно объяснить многообразие исходных форм. Возможно, что путем более тонкого подхода удастся получение ценных мутаций ([9]).

М. С. Навашин в последнее время установил, что старение семян у растений (в частности, у ржи) может вызывать как хромосомальные аберрации, так и генные мутации.

НЕОБХОДИМЫЕ МАСШТАБЫ СКРЕЩИВАНИЯ ДЛЯ ПРАКТИЧЕСКОЙ СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ

Практика селекционных станций установила различный подход к масштабу скрещиваний, необходимых для выделения гибридов, сочетающих определенные свойства.

При скрещивании разнохромосомных видов пшеницы масштаб должен быть возможно большим, с таким расчетом, чтобы иметь в F_2 по возможности тысячи растений для анализа. Практика Одесской селекционной станции доходила до полутора-двух миллионов исследуемых гибридных растений при скрещивании твердых и мягких пшениц (в F_2 и F_3).

Обычно в последние годы селекционные станции для практических целей придерживаются очень больших масштабов при скрещивании 28- и 42-хромосомных пшениц.

При скрещивании однозернянок с другими видами фактически такой масштаб невыполним в связи с большой стерильностью F_1.

Свалёфская станция, а также Мюнхебергский институт селекции в Германии для скрещивания разных однохромосомных видов пшеницы и для скрещивания различных географических рас считают необходимым большие масштабы, доводя второе поколение до десятков тысяч растений. При этом руководители этих учреждений (Åkerman, Nilsson-Ehle) считают, что и этот масштаб является скромным ввиду множества генов, различающих исходные родительские формы, и малой численной вероятности выявления необходимых сочетаний. Так, например, для улучшения хлебопекарных качеств шведских пшениц Свалёф скрещи-

вает русские сорта мягкой пшеницы с лучшими селекционными сортами Швеции. Практика показала, что масштаб не менее 10 000 растений в F_2 (для озимой пшеницы) является необходимым в целях скорейшего выделения искомых гибридных сочетаний.

Чем ближе исходные родительские формы по комплексу генов, тем меньший масштаб требуется для получения необходимых сочетаний. Большое значение при этом имеет направление селекции. Если искомый признак, например хлебопекарные свойства, обусловливается многими генами, то соответственно и масштаб должен быть значительным.

Некоторые авторы (Ю. А. Филипченко, Т. К. Лепин) считают возможным ограничиваться при гибридизации пшениц сравнительно небольшим F_2, направляя все внимание на детальное исследование F_3 и F_4. Они предлагают выделять в F_2 крайние варианты по искомым сочетаниям хозяйственных признаков и от них закладывать F_3. Та же самая операция должна быть проделана и в последующей генерации. Таким образом, удается сравнительно быстро выделить крайние варианты, практически константные.

Выводы этой школы основаны главным образом на изучении поведения морфологических количественных признаков при скрещивании мягких пшениц.

Нам представляется, что при скрещивании разнохромосомных видов более правильным является получение возможно большего числа растений F_2. Летальность многих гамет и зигот при такого рода скрещиваниях, — а следовательно, еще большее снижение вероятности выявления необходимых ценных сочетаний, — требует большого масштаба в F_2 для улавливания этих сочетаний.

При скрещивании отдаленных географических рас, резко отличающихся своей конституцией, так же как при скрещивании видов с одним и тем же числом хромосом, но резко отличных, для выявления всех возможных сочетаний желательно иметь большое число растений F_2, чтобы непосредственно с него начать выделение ценных форм. При скрещивании сравнительно близких форм в целях выделения крайних вариантов по хозяйственным признакам заслуживает внимания выделение крайних вариантов в F_2 при сравнительно небольшом числе растений с тем, чтобы основной отбор был направлен на F_3 и F_4. Свалёфская селекционная станция, так же как и многие другие селекционные учреждения, при близких скрещиваниях держится масштаба тысяч растений в F_2.

Из истории практической селекции необходимо отметить, что нередки случаи выделения ценных форм сравнительно в поздних поколениях. Таким образом выведен селекционный сорт Канады Маркиз. Наряду с большим числом растений в F_2 необходимо прослеживать потомства в дальнейших поколениях, учитывая возможность выявления редких ценных сочетаний.

История селекции прошлого показывает, что и при сравнительно скромном масштабе скрещивания выводились ценные сорта, но соответственно для этой цели потребовалось большое число поколений и большие сроки. К сожалению, точная документация масштаба работы, учета цифровых отношений, как правило, не приводится в большинстве отчетов селекционных станций, а тем более практических селекционных фирм.

Отметим упрощенный метод браковки, так называемый «Ramsch»,* практиковавшийся Эрвином Бауром и другими селекционерами и в особенности коммерческими фирмами. Этот метод состоит в том, что при скрещивании разнохромосомных видов пшеницы потомство гибридов высевается без отбора, смешанно, в течение ряда лет. Семена всех растений смешиваются каждый год, и только с 5—6-го поколения начинается индивидуальный отбор. Со второго поколения растения подвергаются естественному отбору, который отметает малоценные формы, сохраняя наиболее пригодные для данных условий, наиболее урожайные, которые естественно начинают преобладать в последующих поколениях.

Для ориентирования в процессе расщепления, особенно если дело идет о новых, неизученных комбинациях, генетически не известных нам, представляется более целесообразным хотя бы часть F_2 и F_3 подвергнуть индивидуальной генетической проработке. Осмысленная селекция, основанная на данных генетического анализа, дает возможность более правильного отбора.

СОРТОВОЙ ИДЕАЛ ПШЕНИЦЫ

Рассмотрев родовой, видовой и сортовой потенциалы пшеницы и теоретические возможности создания новых форм пшеницы, переходим непосредственно к вопросам практической селекции и прежде всего остановимся на типе пшеницы, к которому стремится селекционер.

Современные требования к пшенице очень велики. Огромный исторический период, пройденный культурой этого растения, все растущая значимость пшеницы в питании населения земного шара, все бо́льшие и бо́льшие требования мирового рынка к качеству ставят новые задачи перед селекционером.

В развитии селекции пшеницы основную роль играли в прошлом и продолжают играть в настоящее время социально-экономические сдвиги. Селекция пшеницы неотделима от всей экономики и техники хозяйства. Развитие ирригации в старых и новых земледельческих культурах было первым могучим стимулом к выработке новых типов пшеницы, отличных

* «Ramsch» значит брак, выбрасываемый негодный продукт.

от исходного степного дикого прототипа. Расселение народов за пределы Старого Света, развитие американского и австралийского земледелия, раскорчевка огромных лесных пространств в Европе и продвижение земледелия к северу сопровождались не только расширением культуры пшеницы, но и выработкой новых типов сортов.

За последние десятилетия решающую роль в требованиях к зерну пшеницы начинают играть запросы мукомольной и хлебопекарной промышленности. Капиталистическое развитие мукомольной и хлебопекарной промышленности Западной Европы, пришедшее на смену феодальному строю с его примитивами ветряных мельниц и камнетерок, выдвинуло новые требования к пшенице. Изобретение вальцовых мельниц изменило требования к консистенции зерна. Укрупнение и централизация производства потребовали коренного изменения в стандартах ассортимента пшеницы. Развитие мировой торговли зерном, конкуренция капиталистических стран между собой, выход на мировой рынок Канады, Аргентины, Австралии вносят новые крупные изменения в понятие стандарта пшеницы. Изобретение во второй половине XIX в. вальцовых мельниц в Венгрии, производящей мягкую озимую пшеницу со стекловидным зерном, вносит крупное изменение в мировой географии культуры пшеницы. Вальцовые мельницы быстро распространяются в конце 70-х годов прошлого века в США. Стекловидные пшеницы, которых избегали в прошлом мельницы, начинают предпочитаться мукомольно-хлебопекарной промышленностью. Вместо мучнистых пшениц, преимущественно возделывавшихся в прошлом, земледелец должен перейти к культуре мягких пшениц с твердым стекловидным зерном, которого требуют мельницы и хлебопекарни. Собственно твердые пшеницы (*T. durum*), требующие специальных вальцов, начинают быстро вытесняться даже из районов основной культуры этого вида, расположенных по берегам Средиземного моря. Они сохраняются здесь главным образом среди арабского населения, приготовляющего так называемый «кускус», т. е. зерно, намоченное после молотьбы, несколько ферментированное, а затем высушенное и используемое для крупы (как рис), а также для приготовления макарон. Площади под мучнистой английской пшеницей (*T. turgidum*) сокращаются в последние десятилетия и удерживаются лишь развитием птицеводства, мало требовательным к качеству зерна пшеницы.*

Промышленность требует ныне зерна пшеницы с высоким содержанием белка, дающего муку с высокой хлебопекарной способностью.

---

* Птицевод предпочитает крупное выполненное белое зерно. Продавая зерно птицеводам, фермер в Англии нередко получает значительно больше с гектара при культуре сорта Rivet (*T. turgidum*) с очень плохой хлебопекарной способностью, чем при культуре высококачественных сортов.

Стекловидные пшеницы, которых избегал в прошлом мельник, начинают получать высокие премии на мировом рынке. Упрощение анализов на белок, обязанное методу датского химика Кьелдаля (1883 г.), сделало возможным быструю оценку зерна по белку.

Укрупнение хлебопекарной промышленности в связи с ростом городов особенно усиливает требования к качеству зерна. Химическая лаборатория стала атрибутом промышленной хлебопекарни. Мука с большим количеством белка поглощает и удерживает больше воды и дает по объему больше хлеба, чем с низким содержанием протеина (Hoffman a. Gärtner, 1925). Мука с большим содержанием белка лучше удерживает форму. В ряде стран вырабатываются требования к определенному типу и форме хлеба и булки. Нередко мука с большим содержанием белка в крупных партиях на рынках Лондона и Нью-Йорка расценивается на 20—30% выше муки с низким содержанием белка.

В то же время, естественно, пришлось направить селекцию на сочетание высокого качества зерна с урожайностью.

Механизация земледелия в последние десятилетия выдвинула новые требования к сорту. Полегание хлеба на поле не было особенно опасным при уборке вручную, серпом. Появление жатки, сноповязалки, а затем и комбайна, особенно широко распространившегося в Аргентине, поставило новые задачи перед селекцией пшеницы.

Сорт, выводимый селекционером, ныне должен одновременно удовлетворить и земледельца, и мукомола, и пекаря. В этих требованиях обычно сказываются резкие противоречия, особенно в условиях инерции капиталистического хозяйства; так, в Западной Европе, например в Англии, Германии, в условиях влажного климата и длинного вегетационного периода мучнистые пшеницы, как правило, отличаются большей продуктивностью; их особенно охотно культивируют фермеры. Мукомольная и хлебопекарная промышленность предпочитают иметь стекловидное зерно, не считаясь с тем, что это не соответствует интересу земледельца. В этой коллизии интересов промышленности и земледелия селекционер Западной Европы ищет средних путей.

Социалистическое земледелие нашей страны поставило перед культурой пшеницы новые большие требования. На очередь поставлены новые задания: создание крупной пшеничной базы на севере, продвижение пшеницы на восток, значительное расширение посевов пшеницы, занятие ею новых территорий, создание огромного массива орошаемой пшеницы в Заволжье, расширение экспорта советской пшеницы.

Плановая государственная сортосмена ставит высокие требования к сортовому стандарту; на смену многообразия и смешанных сортов должны прийти строго установленные однородные стандарты для различных районов. Механизация и укрупнение хозяйства требуют нового

типа сортов. Растущие требования внутреннего рынка ставят большие требования и перед селекцией. В кратчайшее время селекционер должен дать для разных районов и областей максимально соответствующие ассортименты.

ОСНОВНЫЕ ТРЕБОВАНИЯ К СОРТУ ПШЕНИЦЫ

1. Высокая продуктивность в данных условиях среды (района, области).

2. Константность сорта, малая подверженность перекрестному опылению, мутированию.

3. Качество зерна: высокий выход муки, хорошая вымалываемость, стекловидность.

4. Качество муки и хлеба: структурность муки, высокий объемный выход хлеба, хлеб с хорошей пористостью, мука с высокой хлебопекарной способностью, малое содержание золы, хороший цвет хлеба.

5. Форма зерна, приближающаяся к сферической, зерно ровное с неглубокой бороздкой, зародыш легко отделимый, некрупный.

6. Высокая натура зерна и высокий абсолютный вес.

7. Окраска зерна в зависимости от требований.

8. Химический состав зерна: высокий процент белка, высокое качество клейковины.

9. Неосыпаемость зерна.

10. Легкий обмолот.

11. Колос с высокой продукцией зерна, в идеале квадратный в разрезе, с большим числом плодущих колосков, с большим числом зерен в колосках.

12. Колос безостый.

13. Колос при созревании не обламывающийся, не поникающий.

14. Зерно быстро дозревающее.

15. Зерно не прорастающее на корню, в снопах.

16. Солома прочная, неполегающая, стойкая к ветрам и ливням.

17. Оптимальное соотношение зерна и соломы.

18. Высота соломы должна обеспечивать пригодность сорта к механизированной уборке.

19. Солома с хорошим кормовым достоинством.

20. Стебли выровненные, отсутствие недогонов, равномерное созревание.

21. Экологическая пластичность сорта в смысле пригодности его для возможно широкого ареала.

22. Устойчивость к почвенной и атмосферной засухе.

23. Устойчивость к избыточной почвенной и воздушной влаге.

24. Устойчивость к низким температурам.

25. Устойчивость к вредному действию туманов (в горных районах).

26. Зимостойкость (для озимых сортов).

27. Хорошая регенерационная способность озимых сортов весной после плохой зимовки.

28. Морозоустойчивость, стойкость к резкой смене температур и оттепелям (к ледяной корке), к вымоканию и выпреванию.

29. Устойчивость к стеблевой ржавчине.
30. » к бурой ржавчине.
31. » к желтой ржавчине.
32. » к пыльной головне.
33. » к вонючей головне.
34. » к мучнистой росе.
35. » к фузариозу.
36. » к белой пятнистости (*Septoria*).
37. » к гессенской мухе.
38. » к шведской мухе.
39. » к яровой мухе.
40. » к мушке зеленоглазке.
41. » к пьявице (Lema melanopus).

42. Оптимальный вегетационный период.

43. Оптимальная реакция на температурные и световые условия данного района.

44. Устойчивость урожая в неблагоприятные годы.

45. Приспособленность к условиям агрикультуры (отзывчивость на орошение, на удобрение, соответствие экстенсивным условиям и т. д.), максимальное использование удобрения для повышения семенной продукции.

46. Наличие в данном сорте удобных отличительных морфологических признаков для апробации и отделения от других сортов (включая химические реакции на зерно).

Идеал пшеницы, естественно, варьирует по разным странам и районам, но все же он может быть определен некоторыми общими свойствами.

Выше мы выписали важнейшие свойства, которые при современных знаниях определяют более или менее идеальный сорт. Этот идеал, конечно, не является стабильным для всех времен и народов, он соответствует нашим современным требованиям, современному уровню знаний. Вероятно, в ближайшем будущем в него придется вводить крупные изменения. Широкое применение яровизации, новые виды химизации и механизации, несомненно, произведут сильные сдвиги в требованиях

к сорту пшеницы. Очевидно, также, что соединить в одном сорте пшеницы все лучшие качества в максимальном их выражении так же трудно, как создать породу домашнего животного, пригодного для всех целей. Приходится создавать ряд сортов в соответствии с различными условиями.

Приводимый нами идеал с такими оговорками включает прежде всего высокую продуктивность. Урожай есть производное среды и генотипа и в огромной мере определяется условиями культуры, условиями района. В благоприятных условиях полевой культуры, при применении наилучшей агротехники, удобрения, пшеница может достигать очень высоких урожаев. Максимальные урожаи, нам известные, полученные в условиях хозяйства для английских пшениц (*T. turgidum*), доходят до 70 ц с гектара (в условиях Англии). В нескольких передовых колхозах Ленинградской области и Казахстана (близ Алма-Аты) урожай в 1934 г. доходил до 40 ц с гектара. Средний урожай пшеницы в Голландии за последние годы (1926—1930) благодаря высокой агротехнике и удобрению дошел до 29.6 ц с гектара, в Бельгии — 25.5 ц, в Дании — 27.4 ц, в Германии — 19.9 ц.

Резкие контрасты средней урожайности по отдельным странам за ряд лет, как например 7 ц с гектара для Австралии с хорошо поставленным земледелием и 29 ц для Голландии, определяется прежде всего различиями условий: количеством осадков, их распределением по месяцам, длиной вегетационного периода, температурным фактором, развитием болезней, применением удобрения и т. д.

Выведенный сорт должен быть по возможности константным, не склонным к естественной гибридизации, к мутированию, иметь зерно по возможности сферическое, с большим выходом муки. Зерно должно быть хорошо вымолачивающимся, по возможности стекловидным. Мука должна отличаться высокими хлебопекарными свойствами, большим выходом хлеба. Хлеб должен быть легко усвояемым, пористым, белого цвета, хорошего вкуса. На мировом рынке до сих пор имеет большое значение натура зерна, окраска зерна, так как с последней связаны многие качества. Мировой рынок преимущественно требует краснозерных пшениц. С этим свойством, как показывают новейшие французские исследования, связана быстрота прорастания семян. Как показали исследования Версальского агрономического института, проведенные на большом ассортименте пшеницы, белосемянные сорта особенно склонны к прорастанию на корню в снопах. Это обстоятельство имеет особенно большое значение в северных районах. В южных районах, в особенности в отношении твердых и озимых мягких пшениц, нередко предпочитаются белозерные формы, дающие белую муку.

По проценту белка в настоящее время расценивают пшеницу в США и отчасти в Канаде.

Механизированное хозяйство требует неосыпающихся сортов и в то же время с легким обмолотом. Колос должен быть безостым, возможно продуктивным в смысле числа зерен в колосках и самого числа колосков. Солома должна быть прочной, стойкой к ветрам и ливням. В ряде районов большое значение имеет кормовое достоинство соломы пшеницы. Стебли должны быть выровнены.

Сорт должен быть, по возможности, пластичным, в особенности в условиях нашего непостоянного континентального климата. Вообще сорт должен быть пригодным по возможности для широкого ареала, а не быть узко специализованным.

В идеале пшеница должна быть устойчива к неблагоприятным условиям среды, как к почвенным, так и атмосферным, к засухе, к избыточной почвенной и воздушной влаге, к низкой температуре и в то же время должна быть устойчивой к грибным заболеваниям, к различного рода вредным насекомым.

От озимых сортов требует зимостойкость, морозоустойчивость, стойкость к резким изменениям температуры, оттепелям, к ледяной корке, выпреванию, вымоканию. Сорт должен обладать хорошей регенерационной способностью в условиях перезимовки. От сорта требуется максимальное использование тепла и света данного района, т. е. требуется оптимальный вегетационный период.

Сорт должен быть приспособлен к условиям агрикультуры данного района, соответствовать агротехническим условиям, удобрению, орошению, механизации. Наконец, немаловажное значение в наших условиях в широкой культуре при проведении сортосмены имеет наличие характерных отличительных признаков, удобных для апробации при отделении от других сортов. Этому уделяется большое внимание в Западной Европе. Для этой цели в новейшее время используются химические методы распознавания сортов зерна, в особенности при помощи фенольной реакции и едкого калия, растворенного в спирту.

Мы остановились только на свойствах, которые в первую очередь должны учитывать селекционеры. Государственное сортоиспытание, являющееся в нашей стране объективным арбитром, а также общественный строгий суд, привлекаемый к определению достоинства селекционных сортов, дают гарантию справедливой, беспристрастной оценки.

Рассмотрим лучшие из селекционных сортов, признанные государственными стандартами и ныне широко распространяемые.

Приводимые таблицы представляют собой результат большой коллективной работы, проведенной Государственной сортосетью в течение десяти лет, и показывают наглядно, наряду со значительными достижениями, как много еще работы предстоит советскому селекционеру.

Советские селекционные сорта в целом характеризуются высококачественным зерном в районах их распространения. Некоторые из сортов,

как Цезиум 0111, Эритроспермум 0841, Новинка из яровых, а также ряд озимых сортов, как Украинка, Новокрымка, Кооператорка, характеризуются исключительно высоким качеством зерна. Иначе дело обстоит с осыпаемостью. Если для уборки серпом и жнейкой наши сорта в прошлом были вполне пригодны, то широкое введение комбайна поставило на очередь коренную переработку типа пшеницы для борьбы с осыпанием. Значительный интерес представляют стандартные аргентинские сорта, созданные за последние годы в связи с широким распространением комбайна в Аргентине, в основу которых взята неосыпаемость китайской формы пшеницы.

Большая работа предстоит в отношении устойчивости к ржавчине и в особенности к головне. Если фактор ржавчины у нас имеет сравнительно ограниченное значение в засушливых районах, то этого нельзя сказать в отношении головни. Большинство сортов как озимой, так и яровой пшеницы требует серьезных коррективов в смысле повышения их устойчивости как к пыльной, так и мокрой головне. Первоочередной задачей селекции в условиях увлажненного Северного Кавказа, северных районов европейской части Советского Союза и Дальнего Востока является селекция на иммунитет к бурой и стеблевой ржавчинам.

В целом советские сорта озимой пшеницы характеризуются высокой зимостойкостью, превосходя в этом отношении сорта других стран. Лучшие по зимостойкости сорта в США заимствованы из Крыма и с Украины. Самые лучшие по зимостойкости шведские и германские сорта пшеницы гибнут в наших условиях даже в нормальные средние годы. Суровые условия нашей зимы требуют дальнейшей работы над зимостойкостью. Только одна пшеница из числа стандартов, именно Лютесценс 0329, выведенная Саратовской станцией, имеет высокую отметку по зимостойкости, все остальные только удовлетворительную. В суровых условиях нашей зимы, например в неблагоприятные по зимовке 1927 и 1928 гг., на Северном Кавказе и в степной Украине погибло 7 млн га озимой пшеницы.

Так же как в отношении зимостойкости, и в отношении засухоустойчивости, по сравнению с большинством иностранных стандартов, наши сорта занимают первые места. Суровые условия засушливых районов Нижнего Поволжья, степных районов Украины и Северного Кавказа выработали сравнительно стойкие формы, но все же в этом отношении предстоит значительная работа, и несомненно некоторые из средиземноморских пшениц, в особенности палестинские, сирийские, а также некоторые из среднеазиатских форм, включая афганские формы, превосходят наши обычные сорта.

Хотя общий ассортимент советских пшениц сравнительно удовлетворителен по продуктивности, все же как раз наиболее интересные по зимостойкости сорта, как Лютесценс 0329, Лютесценс 1060 из озимых

Таблица 6

Характеристика селекционных сортов яровой пшеницы, рекомендуемых в СССР (для определенных районов) по 4-балльной шкале (4 — наилучший, 1 — наихудший)

Название сорта	Засухоустойчивость	Скороспелость	Продуктивность	Качество зерна	Выход муки (в %)	Объемный выход хлеба	Осыпаемость	Полегаемость	Устойчивость против				Районы возделывания
									бурой ржавчины	стеблевой ржавчины	пыльной головни	твердой головни	
Эритроспермум 0341 Саратовской ст.	4—	3	3	4	4	4	3	3	1	3—	3+	1	Степь Нижней Волги, Казахстана и Сев. Кавказа.
Эритроспермум 0841 Краснокутской ст.	4	3+	3	4—	4	4	4—	(2)	(1)	2	3	3—	Степь Нижней Волги, Казахстана, Сев. Кавказа и богара Средней Азии
Саррубра Саратовской ст.	4—	3	3	4	4	4	3+	3	(1)	3	1	3	Саратовский край.
Лютесценс 062 Саратовской ст.	4—	3	4	3	3	3	2	3	2+	3	1	3—	Украина, Башкирская АССР, Татарская АССР, Свердловская обл. Обь-Иртыш, Ср. Волга, Горьковский край, Воронежская и Курская области, Сев. Кавказ и ДВК.
Грекум 0289 Красно-Водопадской ст.	4	3+	2+	3+	4	4	4	3	(2—)	3	2	2	Крайне засушливая степь Казахстана и богара Средней Азии.

Таблица 6 (*продолжение*)

Название сорта	Засухоустойчивость	Скороспелость	Продуктивность	Качество зерна	Выход муки (в %)	Объемный выход хлеба	Осыпаемость	Полегаемость	Устойчивость против бурой ржавчины	Устойчивость против стеблевой ржавчины	Устойчивость против пыльной головни	Устойчивость против твердой головни	Районы возделывания
Цезиум 0111 Зап.-Сибирской ст. . .	3	3	4—	4	4	4	3	3	3	3	3	2	Зап. Сибирь, Зауралье, черноземная степь Казахстана, Башкирская АССР, Татарская АССР, Горьковский край, Курская и Воронежская области.
Мильтурум 0321 Зап.-Сибирской ст. . .	3	1	4	3—	3	2	3	3	2	3—	3+	3	Южная лесостепь и степь Зап. Сибири, Зауралья и Казахстана.
Леда Красноярской ст.	2	3	4—	3+	3	4	3	2	3—	—	1	3+	Лесостепь Восточной Сибири.
Маркиз (Канада) . .	2	2	3	3	3	4	3	4	4—	2+	3—	3+	Зона достаточного увлажнения Сев. Кавказа.
Штрубе (Германия) .	(1)	2—	3	3	3	3	(2)	4	2—	3+	1	2	Приморский район ДВК.
Новинка Детскосельской ст.	(1)	4—	3+	4	4	4—	(2)	3	2—	3	3	2+	Ленинградская обл. и Северный край.
Гарнет (Канада) . .	(2)	4—	4—	4—	3	3—	(2)	4—	3+	3—	3	3	Северный край, северная часть Горьковского края и Ивановской обл. и ДВК.
Тулун 81/4 Тулунской ст.	3—	4—	3+	2	3	2	(2)	3	2	—	2	2	Подтаежная полоса Прибайкалья

Таблица 6 (*продолжение*)

Название сорта	Засухоустойчивость	Скороспелость	Продуктивность	Качество зерна	Выход муки (в %)	Объемный выход хлеба	Осыпаемость	Полегаемость	Устойчивость против				Районы возделывания
									бурой ржавчины	стеблевой ржавчины	пыльной головни	твердой головни	
Гордеиформе 0432 Саратовской ст. . . .	4—	3—	4—	4	3	4	4	3	4	3—	3+	3+	Нижняя Волга, степь Казахстана и Башкирская АССР.
Гордеиформе 0189 Краснокутской ст.	4—	3—	3	4	3	3	4	3	4	2+	3+	3+	Средняя Волга, АССР Немцев Поволжья, Казахстан.
Меланопус 069 Краснокутской ст. . .	4—	3	3	4—	3	3—	4	3	4	3—	3+	3—	Украина, степь Сев. Кавказа, Средней Волги, АССР Немцев Поволжья и Казахстана.
Гордеиформе 010 Днепропетровской ст.	3—	2	4—	3+	3	3—	4	3	4	2+	4—	3	Лесостепь Зап. Сибири, Зауралья, Башкирской АССР, Воронежская обл., зона неустойчивого и достаточного увлажнения Сев. Кавказа.
Гордеиформе 027 опытной ст. «Круглик»	3—	2	4—	3+	3	3—	4	3	4	2	3	4—	Зона достаточного увлажнения Сев. Кавказа.

Примечание. Составлено по данным Госсортосети. В скобках указаны свойства, не имеющие большого значения для ареала данного сорта.

Таблица 7

Характеристика селекционных сортов озимой пшеницы, рекомендуемых в СССР (для определенных районов) по 4-балльной шкале (4 — наилучший, 1 — наихудший)

Название сорта	Зимостойкость	Засухоустойчивость	Продуктивность	Качество зерна	Выход муки (в %)	Объемный выход хлеба	Осыпаемость	Полегаемость	Устойчивость против				Районы возделывания
									бурой ржавчины	стеблевой ржавчины	пыльной головни	твердой головни	
Украинка Мироновской ст.	3	3	4	4+	4—	4	3	2+	2	2	2+	1	Большинство районов Украины и Сев. Кавказа. Наиболее распространенный сорт.
Кооператорка Одесской ст.	2	4	4	4+	4	4	3—	(2)	2	2+	3	3—	Южная часть Крыма, очень засушливая степь Сев. Кавказа, Дагестан, Азербайджан и Грузия.
Степнячка Одесской ст.	3—	4	4	4—	4	3+	4—	2—	2	3+	2—	3+	Полузасушливая степь Сев. Кавказа
Новокрымка 0102 Крымской ст.	2	4	3+	4	4	4—	2+	2	(1)	3	1	2+	Северная засушливая часть Крыма.
Заря Немерчанской ст.	(2)	2+	4	3+	4—	2	3—	3	4—	(2—)	3—	2+	Правобережье лесостепи и полесья Украины.
Эритроспермум 0328 Ставропольской ст.	2	2+	4	4—	4	3	3—	4—	3	2	2—	3—	Районы достаточного увлажнения Сев. Кавказа.
Апуликум 77—2 Ганджинской ст.	(1)	3+	4	4	4	1	4	2+	2—	3	(4)	4—	Азербайджан и Грузия.
Лютесценс 01060/10 Саратовской ст.	4—	3	2+	3—	4—	3+	3	2+	2	(2+)	2—	2	Нижняя и Средняя Волга, Курская и Воронежская области.

Таблица 7 (*продолжение*)

Название сорта	Зимостойкость	Засухоустойчивость	Продуктивность	Качество зерна	Выход муки (в %)	Объемный выход хлеба	Осыпаемость	Полегаемость	Устойчивость против				Районы возделывания
									бурой ржавчины	стеблевой ржавчины	пыльной головни	твердой головни	
Лютесценс 0329 Саратовской ст.	4	3—	2	2	4—	4—	3	3	2		2	2	Нижняя и Средняя Волга, Курская и Воронежская области.
Гостианум 0237 Саратовской ст.	3+	4—	4—	3	4—	4—	3—	3—	2	2	3	2+	Украина, Курская и Воронежская области и северная часть Сев. Кавказа.
Эритроспермум 07201 Безенчукской ст.	3+	3	3—	4—	4—	3+	3—		2		2	2	Куйбышевский край.
Эритроспермум 0917 Харьковской ст.	3+	2+	3+	4—	4—	3	3+	4—	2—		3+	3—	Курская обл., юг Московской обл. и Башкирская АССР.
Ферругинеум 02411 Московской ст.	4—	2—	4—	4—	3—	3	4—	3—	1	3	4—	3	Ленинградская, Западная, Московская, Ивановская области и БССР.
Ферругинеум 02453 Московской ст.	3+	2	4—	4—	3+	4	3	3	2		2	2	БССР.
Дюрабль Ивановской ст.	4—	2	3	4—	3+	2	3+	4—	2	1	2+	2—	Вся нечерноземная полоса европейской части СССР.
Ферругинеум 01239 Харьковской ст.	4—	2+	4—	4—	4	4	3+	4	2				Левобережье лесостепи Украины и Донбасс.

Примечания. Составлено по данным Госсортосети. В скобках указаны свойства, не имеющие большого значения для ареала данного сорта.

и засухоустойчивый Грекум 0289 из яровых, сравнительно мало продуктивны; при этом 0329 к тому же отличается низким качеством зерна.

Приведенные таблицы показывают, как много нужно сделать селекционеру даже с пшеницами, которые во всем мире известны как наиболее зимостойкие, наиболее засухоустойчивые и высококачественные.

Из всех мировых стандартов по зерну пшеницы за последние 20 лет выделяется канадский сорт Маркиз, занимающий ныне большие территории в Канаде и на севере США. Для условий Канады этот сорт приближается к идеалу в смысле достаточной устойчивости к засухе, к ржавчине, к головне, обладает высокой продуктивностью, неполегающей соломой, почти полностью использует короткий вегетационный период Канады. К тому же сорт отличается превосходным качеством зерна и высокими мукомольно-хлебопекарными особенностями.

К сожалению, этот чемпион мира, ввезенный в огромном количестве в 1922 г. в СССР и испытанный на большой площади, а также изученный Госсортосетью, оказался мало подходящим для наших условий и только с некоторым успехом может культивироваться в зоне достаточного увлажнения на Северном Кавказе.

Приступая к селекции пшеницы, приходится отметить, что в отношении этого растения селекционер поставлен в более узкие рамки, чем при работе с другими растениями. Как ни велика амплитуда наследственной изменчивости пшеницы, подробно рассмотренная выше, она значительно уступает другим растениям, в особенности по ряду физиологических свойств. Так, например, по размеру и весу зерна сорта пшеницы варьируют приблизительно в три, максимум в четыре раза, в то время как у других растений, даже у кукурузы, мы имеем значительно большую наследственную амплитуду, не говоря уже о плодовых, бахчевых и корнеплодах, где сортовая изменчивость по важнейшим органам выражается в сотнях и даже тысячах раз. По зимостойкости, засухоустойчивости амплитуда известных нам сортов и видов сравнительно ограничена, и в этом отношении ряд наших стандартных сортов занимает первые места. Большое число сортов ячменя (в том числе озимые после яровизации) вызревает регулярно даже за Полярным кругом (Хибины). Из огромного мирового ассортимента яровых и озимых пшениц лишь единичные сорта в благоприятные годы дозревают за Полярным кругом. Различия ячменя и пшеницы в этих условиях проявляются чрезвычайно резко.

Конечно, путем скрещивания, сочетания комплексов генов разных видов, разных географических рас можно значительно расширить амплитуду изменчивости, но все же рамки наследственной изменчивости у пшеницы несколько у́же, чем у ряда других культурных растений, в чем мы могли

убедиться на циклических скрещиваниях, произведенных в широком масштабе, Института растениеводства с привлечением самых разнообразных видов и географических рас. В этом отношении селекция, например, плодовых — яблонь, груш, — с огромной амплитудой изменчивости по холодостойкости, продуктивности, размеру плодов может дать значительно большую эффективность, чем пшеницы.

Тем не менее все же видовая и сортовая амплитуда пшеницы практически достаточно велика, о чем можно судить по современному широкому ареалу пшеницы, по тем контрастам, которые представляет, например, сибирская яровая пшеница с мелким колосом, мелким зерном и английская пшеница с гигантским колосом и высокой продуктивностью. *Самая большая трудность и сложность при селекции пшеницы заключается в необходимости сочетания в одном сорте большого числа ценных признаков.* Для приближения к сортовому идеалу пшеницы нужна упорная настойчивая работа селекционера совместно с физиологом, фитопатологом, энтомологом и технологом.

Перейдем к рассмотрению важнейших свойств, в направлении которых ведется селекция пшеницы, и прежде всего начнем с урожайности.

СЕЛЕКЦИЯ ПШЕНИЦЫ

СЕЛЕКЦИЯ НА УРОЖАЙНОСТЬ

Английский селекционер Энгледау (Engledow) совместно с сотрудниками попытался дать теорию урожайности пшеницы под углом зрения селекции. Урожай пшеницы определяется продукцией зерна с гектара и представляет собой конечный результат всех био-физико-химических процессов в течение всей жизни растения во взаимодействии с внешними условиями. Аналитическое изучение урожайности сорта, по мнению Энгледау, должно быть прежде всего связано с исследованием развития растения, т. е. оно требует периодических наблюдений в течение всего вегетационного периода. Основные факторы, определяющие сортовые различия в урожае пшеницы, по Энгледау, сводятся главным образом к особенностям корневой системы, к различиям в кустистости, в длине вегетационного периода, в динамике роста растений, в накоплении сухого вещества и в сортовых различиях в смысле устойчивости к различным заболеваниям, а также к низким температурам и засухе. В условиях влажного климата большое внимание приходится уделять неполегаемости сорта. Каждый из этих факторов, по мнению Энгледау, если он будет надлежащим образом учитываться селекционером, обеспечит некоторое число бушелей. Селекционер должен знать свои сорта с самого момента

появления всходов и научиться различать отдельные слагаемые интеграла урожайности.

В ряде очерков, опубликованных в «Journal of Agricultural Science» (1924—1929), Энгледау дал обстоятельный разбор отдельных факторов, слагающих урожай, как-то: кустистости, площади питания, времени цветения и времени созревания, веса зерна, соотношения соломы и зерна, влияния отдельных болезней, а также удобрения.

Прямые опыты показывают, что в условиях мягкого увлажненного климата Англии ряд сортов из числа скверхедов и форм *T. turgidum* (Rivet) резко выделяется своей потенциальной возможностью давать высокие урожаи. В условиях Англии, так же как и некоторых других приморских стран, эти две группы пшениц должны быть поставлены на первом месте по продуктивности.

Сортовые различия по продуктивности несомненно очень велики, но исследование этих различий необходимо вести в зависимости от внешних условий. При этом максимальные величины урожайности для различных сортов проявляются в различных условиях. Так, например, некоторые сорта чрезвычайно повышают урожай при внесении удобрения, другие — сравнительно мало отзывчивы на удобрение.

Исследование сортовых различий по урожайности, в особенности в тех случаях, когда они не велики, требует большой выровненности условий, повторности делянок и повторения опыта в ряде лет. Методике сортоиспытания на урожайность посвящена обширная литература.

Зависимость величины урожая от различных слагаемых неоднократно была темой различных исследований. В «Законе урожая» А. А. Сапегин (1922) определяет зависимость урожая от густоты стояния растений. Во всяком случае факторы, определяющие урожай у пшеницы, настолько многочисленны и настолько взаимодействуют с внешними условиями и между собой, что дать действительно интегральную теорию сортовой урожайности представляется весьма затруднительным, тем более что в ближайшее время мы встанем перед задачей разработки сортовой агротехники (густоты, времени посева и т. д.), специфической для отдельных сортов, которая может весьма различаться, в особенности для крайних вариантов. В приведенном выше перечне признаков, составляющих «идеал пшеницы», сделана попытка охвата разнообразных свойств, определяющих величину и качество урожая в различных условиях. Во всяком случае, в одних и тех же условиях сорта проявляют большие различия в продуктивности. Пример крайних вариантов представляют, с одной стороны, вышеприведенные английские скверхеды и южноевропейские формы *T. turgidum*, дающие в условиях умеренно-теплого влажного климата максимальные величины урожая, с другой стороны — скороспелые низкорослые малокустистые формы эммеров и твердых пшениц Аравии

с их низкой продуктивностью даже в оптимальных условиях их возделывания. Привхождение таких факторов, как поражение одних сортов болезнями при устойчивости сравниваемых с ними других сортов, делает контрасты в урожайности сортов еще более резкими.

СЕЛЕКЦИЯ НА ИММУНИТЕТ К ЗАБОЛЕВАНИЯМ

Число болезней, поражающих пшеницу, очень велико: 3 вида ржавчины — стеблевая (*Puccinia graminis*), бурая (*P. triticina*), желтая (*P. glumarum*), пыльная головня (*Ustilago tritici*) и мокрая головня (*Tilletia tritici* и *T. levis*). В Китае широко распространена листовая головня (*Urocystis tritici*). Кроме того, пшенице свойственны фузариоз, пятнистости (*Helminthosporium* и *Septoria*), мучнистая роса (*Erysiphe graminis*). Обычно пшеница поражается шведской, гессенской и другими мухами. Таков длинный список весьма существенных вредителей пшеницы. В отношении всех этих болезней, как это выяснено ныне совершенно определенно, проявляются сортовые различия в смысле устойчивости.

Трудность селекции заключается в том, что каждый из перечисленных паразитов, в особенности виды ржавчины и головни, распадаются на множество рас, которые ведут себя по-разному в отношении одного и того же сорта. Если в отношении некоторых заболеваний практически пока можно не считаться с физиологическими расами, то по отношению к стеблевой, бурой и желтой ржавчинам, а также твердой и пыльной головне вопрос о расах имеет серьезное значение, и с ним нельзя не считаться в селекционной работе.

К настоящему времени установлено более 50 рас бурой ржавчины пшеницы, более 150 рас стеблевой ржавчины, 14 рас желтой ржавчины, не менее 8 рас мокрой головни и не менее 5 рас пыльной головни (Вавилов, 1935).

О том, какое значение имеют расы паразитических грибов у ржавчины, можно судить по примеру, приводимому Рёмером (Roemer, 1933). С 1911 г. в Германии стал широко распространяться шведский свалёфский сорт пшеницы Панцирь, быстро занявший большие площади благодаря его высокой урожайности. Этот сорт вначале считался устойчивым к желтой ржавчине и фактически не поражался ею. Раса желтой ржавчины, к которой этот сорт был восприимчив, встречалась в очень малом количестве, ибо германские сорта этой расой не поражаются. По мере распространения культуры сорта Панцирь создавались все более и более благоприятные условия для развития специальной расы желтой ржавчины, могущей паразитировать на нем, пока, наконец, в 1923 г. развитие этой расы ржавчины, свойственной именно сорту Панцирь, не при-

няло характера эпидемии, в результате которой пришлось ликвидировать самый сорт.

Такой же пример Рёмер приводит и для пыльной головни. На одном из старых сортов пшеницы Grüne Dame, выведенном Вольтманом, была установлена специальная физиологическая раса пыльной головни. Так как этот сорт распространен чрезвычайно мало в Германии, то практически свойственная ему раса пыльной головни до последнего времени не имела серьезного значения. В последние годы селекционеры стали вводить в культуру новые сорта пшеницы, весьма продуктивные и ценные во многих отношениях, но восприимчивые именно к расе пыльной головни, свойственной сорту Grüne Dame. В результате в последние годы эта редкая в прошлом раса пыльной головни распространилась чрезвычайно широко в Германии. К сожалению, вопрос о физиологических расах грибов в СССР изучен чрезвычайно мало, за исключением отдельных местных работ (в Одессе и Омске).

Учение об иммунитете пшеницы до недавнего времени разрабатывалось недостаточно, ибо частная селекция, до сих пор преобладающая в Западной Европе, не могла справиться с этим делом, требующим специальных научных исследований этиологии паразитов, серьезной работы с физиологическими расами грибов. Поэтому только создание государственных селекционных и фитопатологических институтов и опытных станций в последнее десятилетие двинуло этот вопрос. Особенно приходится отметить работу фитопатологов и селекционеров в США, Канаде, Германии, Швеции, Англии и Австралии.

Важнейший факт, имеющий решающее значение в селекции на иммунитет, заключается в том, что многие виды и сорта пшеницы могут сочетать в себе одновременно иммунитет к разным заболеваниям, а также и одновременно ко многим физиологическим расам в пределах одного и того же вида паразита. Групповой иммунитет, установленный нами в 1913—1919 гг., оказался широко распространенным явлением среди сортов и видов пшеницы в отношении бурой, желтой и стеблевой ржавчины, а также в отношении к пыльной и твердой головне и мучнистой росе, что значительно облегчает селекцию на иммунитет. Этот факт должен быть поставлен в основу селекционной работы на устойчивость к заболеваниям.

Больше того, в распределении иммунитета среди видов и сортов пшеницы наблюдаются определенные правильности: отдельные виды, в особенности среди группы 28-хромосомных пшениц, нацело характеризуются широко распространенным явлением группового иммунитета. Ряд эколого-географических групп, например эммеры, отличается поразительным иммунитетом одновременно ко многим видам паразитов грибных заболеваний, включая весь комплекс физиологических рас, их составляющих.

Наши исследования, проведенные над огромным мировым ассортиментом пшениц, определенно показали широкое распространение явлений группового иммунитета в соответствии с генетической дифференциацией видов пшениц. Наиболее далеко отстоящие виды, как однозернянки, пшеница Тимофеева, как раз характеризуются наиболее выраженным иммунитетом почти ко всем инфекционным заболеваниям. Выделенная нами в 1919 г. в особый вид за иммунитет к мучнистой росе и к ржавчине персидская пшеница в дальнейшем оказалась обособленной цитологически по числу хромосом и генетически (*T. persicum*). Генетические исследования (Вавилов и Якушкина, 1925) подтвердили полностью особое положение этого вида в системе пшениц. В пределах отдельных видов дифференциация на эколого-географические группы резко совпадает с различиями в реакциях иммунитета, например у твердых пшениц, эммера и *T. turgidum*. Западноевропейские и западносредиземноморские подвиды этих видов отличаются иммунитетом к бурой, стеблевой и желтой ржавчинам и мучнистой росе; абиссинские подвиды этих видов сравнительно восприимчивы. Целые области и страны старой культуры пшеницы характеризуютя сосредоточением иммунных сортов и видов. В этом отношении особенно интересны наше Закавказье, Армения и Грузия, Нагорный Карабах, где сосредоточены наиболее замечательные виды по иммунитету, как *T. timopheevii*, *T. monococcum* и *T. persicum*, последний в большом разнообразии сортов.

Современный советский стандартный ассортимент, как мы видели, у мягких пшениц далек от идеала в смысле устойчивости к бурой и стеблевой ржавчинам. В этом отношении сортовой стандарт Соединенных Штатов Америки и Западной Европы, особенно применительно к тамошним условиям, несомненно отличается более ясно выраженным иммунитетом, что связано со специальной селекцией в этом направлении. К сожалению, для нас результат этой селекции в отношении ржавчины не имеет большого значения, ибо селекционная работа проведена в отношении видов ржавчины, наименее у нас распространенных (*Puccinia glumarum* и *P. graminis*), не говоря уже о различных физиологических расах. Значительно лучше дело обстоит с головней, но и здесь приходится учитывать возможность наличия в пределах нашей страны своих рас грибов. Близость же Советского Союза к основным очагам видообразования культурных пшениц, а следовательно и к очагам формообразования многих паразитических грибов, заставляет предвидеть наличие в нашей стране большого разнообразия физиологических рас.

Новейшие исследования в отношении головни и ржавчин хлебных злаков показывают, что мы имеем не только разнообразие рас, но, по-видимому, и видов грибов, особенно в Средней Азии и Закавказье.

Останавливаясь на генетике иммунитета пшеницы к паразитическим грибам, важно отметить, что именно на пшенице установлено несоответ-

ствие поведения всходов, с которыми обычно имеет дело фитопатолог при искусственном заражении, с поведением взрослых растений в поле, что существенно для практической селекции.

Не все сорта, восприимчивые в виде всходов в оранжерее, поражаются на поле.

В «Учении об иммунитете растений» (1935) мы детально подытожили уровень современных знаний по генетике иммунитета хлебных злаков и, в частности, пшеницы.

Исследования определенно показали менделирование иммунитета пшеницы и возможность сочетания его с другими ценными качествами и обычную обусловленность иммунитета несколькими наследственными факторами.

Устойчивость сортов пшеницы проявляется не только к паразитическим грибам, узко специализированным, но также и в отношении таких насекомых, как гессенская и шведская мухи. Так, работами Паркера, Пейнтера и Сальмона в Соединенных Штатах Америки в результате исследований 400 сортов озимой пшеницы выделено 14 сортов, сравнительно устойчивых к гессенской мухе. Среди них такие сорта, как Малахов, Мичиган, Редрок и др. При этом обнаружена интересная правильность: устойчивыми сортами оказались пшеницы с особенно резко выраженным мучнистым зерном. Только один сорт представил исключение, именно Фулькастер. Когда разобрались в его генеалогии, то оказалось, что он выведен из старого сорта с мучнистым зерном. Обратно: формы со стекловидным зерном поражаются в особенности сильно. Ряд исследований в отношении устойчивости пшениц к различным видам мухи проведен у нас на Шатиловской и Саратовской станциях.

Работы Одесского селекционно-генетического института показали возможность создания форм пшеницы, устойчивых к гессенской мушке, путем соответствующего сочетания в сорте стадий развития.

СЕЛЕКЦИЯ НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Современный селекционер начинает все больше и больше уделять внимания химическому составу пшеницы. В Соединенных Штатах Америки расценка зерна пшеницы включает как обязательное требование учет процента белка, который ныне выписывается на мешках и во всяком случае обязателен для крупных партий. Каждый вагон имеет указание процента белка.

Практически решающую роль в определении процента белка играют среда, климат, почвенные условия, — причем, как нам известно на основании географических опытов, а также данных по сортоиспытанию, в количестве белка пшеницы проявляются определенные географические правильности: в условиях европейской части СССР увеличение продукции

белка к югу, к засушливому востоку, снижение к западу и некоторое повышение снова к крайнему северу.

Так, по данным организованных нами географических опытов со многими сортами и видами яровой пшеницы в среднем за 4 года, по анализам биохимической лаборатории ВИРа (Н. Н. Иванов) средний процент белка был следующим по районам:

Районы		Районы	
Северный	11.8	Юго-восток евр. части СССР	18.9
Северо-западный	14.3	Зап. Сибирь	18.5
Западный	14.6	Вост. Сибирь	18.3
Северо-восточный	15.3		
Центральный	16.7		
		Средняя Азия	
Украина	18.5	Яровой поливной посев (Ташкент)	16.5
Крым	14.6	Яровой неполивной посев	19.4
Сев. Кавказ	17.3	Озимый посев	12.7

Один и тот же сорт варьирует чрезвычайно резко в зависимости от условий. Так, например, один из сортов твердой абиссинской пшеницы, содержащий около 10% белка в оригинальном зерне, собранном нами в Аддис-Абебе, в Персиановке, под Новочеркасском, дал 20% белка. Колебания по годам для одних и тех же сортов по данным пунктам достигают значительных размеров. По данным Госсортосети, на юго-востоке европейской части СССР колебания средних для ряда сортов по годам составляли от 14.1 до 21.2%, для Западной Сибири 15.33—18.2%.

В интересной сводке анализов оригинальных образцов пшеницы, составленной К. А. Фляксбергером (1932) для всего земного шара по данным Биохимической лаборатории ВИРа, дана характеристика всех стран-производителей пшеницы по количеству белка.

Низкий процент белка дают страны с орошаемым земледелием, как Египет (средн. 9.7%), Западный Китай (11.3), поливные районы горного Таджикистана (10.3). Малый процент белка характерен для увлажненных районов Абиссинии (11.3%). Средиземноморские страны, высевающие пшеницу осенью, дают, несмотря на преобладание твердой пшеницы, невысокие показатели белка (Сицилия — 12.2%, Сардиния — 13.3%, Сирия — 13.1%, Палестина — 14.1%, Тунис — 12.7%, Марокко — 14.0%, Алжир — 14.1%). Аргентина и Уругвай характеризуются средней — около 13.32%. Австралия дает большие колебания — от 8.4 до 18%. Канада, высевающая преимущественно яровую пшеницу (на 11 млн га яровой — озимой пшеницы не более 300 000 га), характеризуется высоким количеством белка (около 16.5—17%). Румыния (11.2—15.6%), Венгрия (10.9—13.5%), Югославия (12.9—15.0%) дают сравни-

тельно невысокие показатели белка, что, очевидно, связано с озимой культурой, как правило, снижающей процент белка. Средняя величина белка для СССР определяется приблизительно 16% (по данным географических опытов, Сортосети и литературным данным).

В СССР наибольший процент белка содержат яровые пшеницы юго-востока европейской части (18—19%), степных районов Кавказа (16.5—18.5%), Западной Сибири (15.2—18.4%). В крайние годы процент белка доходил в этих районах у отдельных сортов до 24.6%. Высота средней цифры для СССР определяется преобладанием у нас культуры яровой пшеницы (25 000 000 га) над озимой (11 000 000 га) и засушливостью нашего климата районов преимущественного возделывания яровой пшеницы. Высокий процент белка характеризует также яровую пшеницу в США, именно в Монтане (17%), С. Дакоте (18%), и озимую пшеницу в засушливых штатах Канзас (17%) и Небраска (18%).

Крупнейший мировой массив пшеницы с высоким содержанием белка находится в СССР, именно на юго-востоке европейской части, в Казахстане и в степной части Западной Сибири. Вторым крупным массивом является степная часть Америки. Наивысший процент белка приурочен к черноземным и каштановым почвам с сухим континентальным климатом, где возделываются преимущественно скороспелые яровые пшеницы.

Орошение обычно снижает процент белка. В общем, снижение, как показывают данные Америки и Канады, выражается при поливе примерно в 1½—2%, но оно поддается регулированию временем и количеством полива, и при достаточном внимании к этому вопросу процент белка может быть и не снижен.

Процент белка в зерне пшеницы варьирует в зависимости от условий среды от 7 до 24 на вес воздушно-сухого зерна. Сортовые различия колеблются в более узкой амплитуде. Как крайний вариант (выращенный в исключительных условиях), С. Воробьев (1927) указывает 4.5% для пшениц Украины, Мьеж для Марокко — 4.9%. Наивысшее количество белка, по анализам Биохимической лаборатории ВИРа, доходило до 24.6%.

Условия нашего континентального климата, сравнительное богатство чернозема азотом, как показывает огромный аналитический материал Биохимической лаборатории Института растениеводства, обусловливают в общем высокое содержание белка и нивелируют до некоторой степени сортовые различия: для яровых пшениц СССР характерно около 16—18% в основных районах их возделывания, для озимых около 12—14%. Согласно данным мукомольно-хлебопекарной лаборатории ВИРа, даже орошение в условиях засушливого юго-востока европейской части СССР практически не ухудшает качества зерна. По данным Среднеазиатского отделения Института растениеводства и Биохимической лаборатории ВИРа (Н. Н. Иванов, М. И. Князиничев и В. К. Кобелев), отдельные сорта пшеницы реагируют различно на полив, некоторые из них не сни-

жают процента белка, другие снижают его слабо, а третьи снижают заметно. При селекции для орошаемого земледелия, естественно необходимо вести отбор сортов, наименее снижающих белок в зерне при поливах.

По данным Н. М. Тулайкова и Н. Ф. Писаревского (работа 1926 г.), сорта пшеницы отличаются по темпу накопления белкового азота.

По качеству зерна заслуживает внимания группа 28-хромосомных пшениц, включающая виды и формы, особенно ценные по коллоидным и физическим свойствам белка. Сюда относится целиком вся группа макаронных пшениц. Полное отделение эндосперма от оболочек происходит легче у твердых пшениц, чем у мягких, с этим связан большой выход муки.

Кларк (Clark, 1926) при скрещивании Hard Federation × Маркиз, со средним содержанием белка у первого 13.99%, у второго сорта 14.94%, получил F_1 со средним процентом белка 14.37. В F_2 у 567 отдельных растений белок колебался от 12.5 до 17%.

В условиях более влажного климата к северу химическая индивидуальность сортов проявляется более резко. В то время как на юго-востоке европейской части Советского Союза, например в районах Куйбышевского и Сталинградского краев, даже твердые и мягкие пшеницы в общем мало различаются по составу белка, в Ленинградской области (Детское Село) те же сорта различаются весьма резко, представляя различия, достигающие 20—30%. Так, например, в то время как два сорта пшеницы *horbeiforme* и *pseudo-hostianum* дали в Саратове 19.5 и 19%, в Детском Селе они дали 12 и 15.5%. Нередко сортовые различия по белку в Ленинградской области выражаются крупными величинами, причем это сказывается за ряд лет. Так, например, по данным Биохимической лаборатории Института растениеводства, процент белка в двух сортах пшеницы в Детском Селе за 4 года показал следующие различия:

	1921 г.	1922 г.	1923 г.	1924 г.	Среднее
Сорт Ферругинеум 85/14	16.7	16.2	17.3	18.3	17.12
Гибрид 31	13.8	13.7	9.0	13.3	12.45

Сортовые различия в накоплении азота, как показали исследования Герике (Gericke, 1933), сказываются особенно рельефно на фоне азотистого удобрения. Различия в накоплении белка в его опытах доходили до 25% (австралийский сорт Bunyip и индийский сорт Pusa).

По данным Мьежа (Miège, 1932), в Марокко сортовые различия сказываются в количестве и качестве клейковины (упругость, эластичность, способность к деформации) при применении удобрения. Полное минеральное удобрение повышает качество клейковины не у всех сортов.

Излишний процент белка не вызывает соответствующего улучшения хлебопекарных свойств. Данные мукомольно-хлебопекарной лаборатории

ВИРа показали, что у яровых твердых и мягких пшениц улучшение хлебопекарных свойств идет до оптимума в 17—21%, свыше наблюдается снижение качества хлеба.

Отметим значительные работы последнего времени по улучшению качества клейковины в Германии и Швеции при помощи малых количеств бромистых солей, например, 0.001% $KBrO_3$, давшие положительные результаты. Эти страны дают зерно особенно низкого качества, и для них вопрос улучшения клейковины является весьма существенным.

Определение азота по Кьелдалю и по нему же вычисление процента белка является, конечно, только первым приближением к различению химической индивидуальности сортов. Работы Биохимической лаборатории Института растениеводства (Н. Н. Иванов) показали, что мука яровых пшениц характеризуется более низким отношением глиадина к глютенину, чем у озимых форм. В то время как у яровых как твердых, так и мягких пшениц отношение глиадина к азоту глютенина выражается величиной 0.7—0.8, для озимых пшениц оно равно 1.1—1.2 и выше.

По данным Гофмана и Гэртнера, белок пшеницы — глиадин — содержит разное количество лизиновой и гистадиновой аминокислот в разных видах. *T. spelta* и *T. dicoccum* особенно богаты лизиновой кислотой: почти в 5 раз богаче, чем *T. vulgare*.

Теми же авторами установлены различия сортов пшеницы по аргининовой аминокислоте (в 25—30%).

Содержание золы в одних и тех же условиях, по данным Биохимической лаборатории ВИРа, у разных сортов различается также резко, в крайних вариантах в два раза. Украинка накопляла за ряд лет (1930—1932) на 12% больше золы, чем Лютесценс 1060/10. Озимые пшеницы содержат, по литературным данным, меньше золы, чем яровые; стекловидные — более, чем мучнистые (Н. Н. Иванов). Один и тот же сорт, например Цезиум 0111, в опытах Сортосети в Ростове дал 2.15% золы, в Семипалатинске — 1.49%.

Реакция на фенол и на едкий калий, растворенный в спирту, сказывается весьма различно на зерне у разных сортов. Этой реакцией широко пользуются ныне для различения сортов. Эти различия указывают на химические различия сортов по зерну.

СЕЛЕКЦИЯ НА МУКОМОЛЬНЫЕ И ХЛЕБОПЕКАРНЫЕ КАЧЕСТВА

Зерно пшеницы используется главным образом для приготовления муки для разного вида хлеба, для макарон и сравнительно в малой мере используется для крупяного производства. Современное мукомольное производство предъявляет определенные требования к качеству зерна. Мельник резко отличает твердую пшеницу от мягкой, а в пределах мяг-

кой различает мучнистое, стекловидное и полустекловидное зерно. Среди абиссинских пшениц выделились оригинальные формы с восковой консистенцией зерна (Biffen). Переход мукомольной промышленности на вальцовые мельницы изменил требования к качеству зерна. Вместо мучнистого зерна мировой рынок требует ныне стекловидной, богатой белком пшеницы, с хорошей хлебопекарной способностью, определяемой объемом хлеба, прочностью его формы, хорошей пористостью, усвояемостью. Все страны, экспортирующие зерно пшеницы, как Аргентина, Канада, Соединенные Штаты Америки, Индия, завели первоклассные лаборатории по изучению мукомольных и хлебопекарных особенностей, и вся селекционная работа ныне в этих странах увязана с требованиями мукомольной промышленности.

При оценке зерна обычно принимаются во внимание следующие моменты: натура зерна, вес тысячи зерен, стекловидность, выход муки, внешний вид муки, пористость хлеба, водопоглотительная способность муки, цвет мякиша, объем хлеба. Хлебопекарная способность определяется различными формулами, которые включают вышеупомянутые величины. Немецкие исследователи (Engelke и др.) считают высококачественной пшеницу, дающую большой выход муки; мука должна давать при выпечке большой объем хлеба, выровненную пористость; хлеб должен характеризоваться хорошими питательными свойствами без всяких примесей, быть нормального вкуса и нормальной окраски.

Наиболее важными величинами, характеризующими качество хлеба, являются пористость и объемный выход хлеба. Эти два признака ныне по существу ставятся в основу оценки сортов. Поэтому мы и включили их в вышеупомянутую характеристику стандартных сортов.

Для выхода муки решающее значение имеет форма зерна. Одно из крупнейших достижений канадской селекции заключается именно в том, что сорт Маркиз характеризуется бочонковидной формой зерна и выведение этого сорта сразу же значительно повысило выход муки. В отношении формы превосходным зерном характеризуется вид *T. sphaerococcum*, установленный Персивалем, и сирийско-палестинские твердые пшеницы (*T. durum horanicum*), особенно широко распространенные в культуре Трансиордании. Эти пшеницы заслуживают особого внимания селекционера для скрещиваний.

Большое значение имеет вымалываемость зерна. Стекловидная пшеница на вальцах вымалывается легче, чем мучнистая.

Существенное значение имеет также структура муки, ее консистенция. Сорта муки резко различаются по крупичатости и крахмалистости. Первые напоминают по консистенции мелкий песок, вторые порошок.

Сортовые различия в отношении мукомольно-хлебопекарных свойств проявляются чрезвычайно резко. Так, например, объем хлеба, по данным

технологической лаборатории ВИРа, варьирует по сортам от 210 до 630 см^3 из одного и того же количества муки, т. е. в три раза. Признак объема хлеба является основным при оценке муки и сорта, ибо с ним связана расплывчатость, улучшение пористости и общее увеличение суммарной хлебопекарной оценки.

Высокие требования промышленности заставляют все больше и больше углубляться в изучение специфических различий муки отдельных сортов, в изучение процессов дыхания теста, оценки консистенции теста. Мукомольно-хлебопекарные лаборатории Миннеаполиса и Канзаса подробно изучают муку различных сортов пшеницы в смысле структуры и брожения теста, кривых дыхания, «жизни теста».

Прямой способ определения мукомольно-хлебопекарных свойств, применяемый у нас, пригоден для больших количеств зерна, не менее 1—2 кг, для оценки сортов в опытах Государственного сортоиспытания; для целей же селекции приходится стремиться к проведению выпечки с малыми количествами или к использованию так называемых косвенных или дифференциальных методов.

Важнейшим из дифференциальных признаков, по которому дается оценка муки, является качество клейковины, ее упругость, эластичность, способность к деформации. В этом сходятся единогласно все авторы. Существует несколько методов определения клейковины. Фирма Вильморен во Франции широко использует аппарат Шопена, которым определяются упругость клейковины и прочность ее. Весь ассортимент и отдельные линии гибридов, начиная с 4-го поколения, пропускаются через аппарат Шопена. По отзывам, он дает хорошие результаты. Брабенер определяет эластичность клейковины и прочность при помощи фаринографа, образование же газа с помощью ферментографа.

Берлинер и Коопман разработали новый коллоидальный способ определения качества клейковины, основанный на растворении и набухании клейковины.

Наконец, Пельшенке в Германии разработал так называемый бродильный метод (Schrotgärmethode). Метод Пельшенке особенно интересен тем, что позволяет работать с очень малым количеством зерна. Корреляция его с данными обычного анализа на больших количествах зерна 0.8. Особенно существенно то, что наибольшее совпадение как раз проявляется в отношении высококачественных сортов, меньшее совпадение — в отношении группы низкокачественных сортов.

Розенштиль (Rosenstiel, 1934) разработал методику предварительной оценки зерна на качество муки на пробах не выше одного грамма. При этом, как показала проверка этого метода в Галле в одной из лучших селекционных мукомольно-хлебопекарных лабораторий, он дает сравнительно хорошие результаты.

Надо отметить, однако, что в оценке этих методов существуют большие различия, в особенности в отношении метода Пельшенке (Engelke и др.).

Метод Пельшенке в последнее время изменен и улучшен геттингенской лабораторией (Engelke). В измененном виде этот метод дает возможность на маленьких пробах сделать оценку зерна как по количеству клейковины, так и по ее качеству, диастатической и протеолитической силе муки. Этот метод позволяет выяснить также прочность теста и характер его пористости.

Биффен в Англии первый обратил внимание на наследование качества муки при скрещивании сортов, на менделирование этого свойства и доказал практически возможность соединения высокого качества зерна с продуктивностью.

Даже в условиях Англии, с ее исключительно влажным климатом, им выведены два сорта, Yeoman I и Yeoman II, соединяющие значительную урожайность со сравнительно хорошим качеством. Гибридные формы заняли промежуточное место между родителями.

В различных скрещиваниях, проведенных Пельшенке, высокое качество клейковины оказалось рецессивным признаком, что дает возможность начать отбор ценных форм со второго поколения гибридов. Но в общем высокое качество муки, как правило, определяется несколькими генами, притом, по-видимому, разнозначными. Кроме того, как хорошо известно, качество муки чрезвычайно зависит от внешних условий возделывания пшеницы.

Для исследования наследования качества зерна особенно необходимо применение дифференциальных и косвенных способов.

Большое внимание генетике и селекции качества муки в последнее время уделяет в Швеции Свалёфская станция. Нильссон-Эле и Окерман (Åkerman) указывают, что при скрещивании близких сортов, сходных экотипов обычно уже в 4-м поколении можно выделять ценные по качеству формы пшеницы. В 5-м поколении вопрос о выведении сорта на качество обычно в таких скрещиваниях считается решенным. Иначе дело обстоит при скрещивании отдаленных экотипов, например при скрещивании шведских с русскими сортами и американских сортов со шведскими. Расщепление в данном случае идет настолько сложно, что для того чтобы практически решить вопрос, приходится вести длительную работу, до 10 поколений, и при этом вести ее в большом масштабе.

Работы Биффена, Свалёфской станции, фирмы Вильморен, Рёмера (в Германии) показали возможность соединения высокой продуктивности с высоким качеством зерна путем гибридизации, несмотря на обычную корреляцию хорошего качества зерна с сравнительно низкой урожайностью (Персиваль).

При селекции на мукомольно-хлебопекарные качества яровой пшеницы заслуживают особенного внимания виды с 28 хромосомами, среди которых отдельные виды и типы обладают исключительно высокими качествами в смысле формы зерна, большого выхода муки и качества самой муки.

СЕЛЕКЦИЯ НА ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД

Основным моментом в селекции пшеницы является длина вегетационного периода. Продвижение пшеницы на север, а также необходимость ускоренного развития пшеничного растения в засушливых южных районах для ухода от летних суховеев, а во влажных районах для ухода от поражения ржавчиной, — все это заставляет уделять большое внимание селекции скороспелых форм, обладающих в то же время максимальной способностью использовать солнечную энергию.

Успехи канадской селекции, обусловливающие широкое распространение этой культуры далеко к северу, связаны с селекцией на скороспелость. Австралийские и индийские селекционеры провели в последние годы успешную селекцию скороспелых сортов пшеницы, необходимых в Австралии и в Индии ввиду краткости влажного периода.

С вегетационным периодом связано множество свойств, определяющих уход от заморозков, от засухи, от ржавчины, от поражения насекомыми; с ним связаны и такие свойства, как качество зерна.

Исследования последних десятилетий, работы Алларда и Гарнера в Америке, географические опыты, проводившиеся нами с одними и теми же сортами на территории всего Советского Союза, и в особенности замечательные работы Т. Д. Лысенко совершенно определенно выяснили резкую зависимость вегетационного периода не только от генотипических свойств, но также от внешних условий, определяющих развитие сортов. Скороспелые формы в одних условиях могут быть поздними, в других — ранними. Маркиз, являющийся яровым сортом в Канаде и у нас, в Аргентине рассматривается как озимый сорт. Многие сорта пшеницы, проявляясь озимыми в условиях Казахстана, с продвижением на север становятся яровыми. Сорта пшеницы нельзя резко разграничивать на озимые и яровые, на поздние и ранние вне конкретных условий среды или района, где эти сорта будут выращиваться. Яровизация превращает озимые формы в яровые, поздние в ранние.

Вегетационный период сорта определяется как его генотипическими особенностями, так и совокупностью внешних условий, в которых происходит развитие данного сорта.

Работы Т. Д. Лысенко привели к теории развития растения, основным моментом которой является стадийность развития растительного организма. Под стадиями разумеются качественные специфические изме-

нения в точках роста стебля, без которых невозможно дальнейшее нормальное развитие, ведущее через образование различных органов и признаков к плодоношению. Вегетационный период в свете современных экспериментальных данных может рассматриваться как сумма отрезков времени, необходимых для прохождения отдельных стадий в развитии растения. Быстрота прохождения отдельных стадий определяется как генотипическими сортовыми особенностями, так и комплексом внешних условий. Каждая отдельная стадия развития протекает только при наличии определенных внешних условий, свойственных данной стадии сорта, причем не раньше, чем закончится предыдущая стадия.

В настоящее время выяснены две определенные стадии развития: первая — температурная, или стадия яровизации, вторая — световая. Для прохождения стадий нужен комплекс факторов, как-то: температуры, влажности воздуха, света, темноты и др. В первой стадии определяющим, ведущим фактором является температура. При этом стадия яровизации может у пшеницы проходить в зародыше, чуть тронувшемся в рост и не пробившем или едва пробившем семянную оболочку. Так, для перехода обычных озимых форм пшениц в колошение необходима выдержка растения при низкой температуре от +1 до 6° С.

Советской наукой последних лет, в особенности исследованиями Т. Д. Лысенко, сделаны большие сдвиги в понимании вегетационного периода, позволяющие сознательно подходить к выяснению причин, задерживающих или ускоряющих вегетационный период.

Изучение первой стадии развития пшениц на огромном мировом ассортименте, так же как и на других хлебных злаках, привело к установлению зависимости длительности этой стадии от основного места происхождения сортов. Так, например, различные сорта и виды пшеницы из средиземноморских стран оказались обладающими длительной стадией яровизации, требующей пониженных температур, в отличие от северных ассортиментов. Такого рода географическая зависимость показывает, что потребность в определенных условиях для яровизации является глубоким физиологическим признаком, связанным с происхождением и эволюцией отдельных форм.

Во второй стадии также приходится учитывать, помимо света, и остальной комплекс условий, прежде всего температуры. Так, пшеницы Абиссинии, Кипра, Аравии, по данным опытов В. И. Разумова, требуют в световой стадии гораздо более высокой температуры, чем канадские и наши северные пшеницы (Гарнет и Новинка). Наследственные сортовые отличия по вегетационному периоду у пшениц выявлены чрезвычайно резко. Выращивая в поле в одних и тех же условиях рядом яровые пшеницы, можно наблюдать сортовые градации по вегетационному периоду от 2 до 6 месяцев и более. Некоторые эколого-географические группы

отличаются в наших обычных условиях полевой культуры поразительной скороспелостью, как например индийские и аравийские формы, наши северные расы, финляндские, норвежские пшеницы и т. д. В пределах огромного видового потенциала пшениц имеются большие возможности для создания разнообразных сочетаний яровых и озимых форм.

Различают типы скороспелости пшеницы: одни сорта растут в данных условиях быстро в первой фазе развития, от кущения до колошения, другие, наоборот, быстро проходят последнюю фазу, от колошения до созревания. Некоторые северные формы вызревают при низких температурах, таков, например, вид *T. persicum*, таковы абиссинские подвиды *T. durum abyssinicum* и *T. turgidum abyssinicum*; ряд южных форм, как например все твердые пшеницы Средиземноморья, требуют высокой температуры в последний период роста.

Наряду с сортами, обладающими узкой специализацией в смысле вегетационного периода, известны универсальные типы скороспелок, выявляющие свойства быстрого роста в различных условиях. Путем скрещивания разных экологических типов можно создать универсальные типы скороспелок, что фактически имело место в истории селекции пшеницы. Так, например, сорт Аврора, выведенный Фаррером в Австралии, ведет себя превосходно в условиях северной Швеции, Финляндии и у нас в Ленинградской области. По-видимому, таковы же некоторые аргентинские сорта, как Lin Calel и др., превосходно росшие в условиях Ленинградской области в течение 1933—1934 гг.

Генетически вегетационный период определяется рядом генов. Нильссон-Эле высказал предположение о полимерной природе вегетационного периода у пшеницы.

Томсон (Thompson, 1919, 1921) в Канаде и Флорел (Florell, 1925) и Стефенс (Stephens, 1927) в Соединенных Штатах исследовали генетику вегетационного периода и нашли, что скороспелость определяется рядом генов, выявляющих аккумулятивное действие. Из приводимых ими данных, однако, трудно установить число наследственных факторов, определяющих вегетационный период. Обычно трансгрессивная наследственность F_3 проявляет в изученных скрещиваниях все градации скороспелости в пределах исходных родительских форм; известны многочисленные случаи захождения за пределы обоих родителей.

В старых работах Шпильмана и Чермака указывается на доминирование озимого образа жизни у пшениц. Во всех остальных позднейших исследованиях этого признака, наоборот, как правило, доминировал яровой образ жизни. У риса, по данным японских исследователей, чаще доминирует позднеспелость над раннеспелостью. У табака и фасоли отмечены случаи доминирования позднеспелости. У пшениц часто первое поколение, приближаясь к более скороспелому родителю, все же запаздывает

в цветении и плодоношении по сравнению с ранним родителем, т. е. занимает как бы промежуточное положение.*

В одном из опытов Нильссон-Эле (Nilsson-Ehle, 1917) при скрещивании озимой пшеницы Sol с яровой Kolben расщепление в F_2 шло в отношении 3 яровых к 1 озимому растению. Обычно F_1 при скрещивании озимых и яровых форм бывает несколько более позднеспелым, чем яровой родитель.

В одной из последних работ (1935) Т. Д. Лысенко и И. И. Презент, подчеркивая доминирование ярового образа жизни и скороспелости в обычных условиях при скрещивании как пшеницы, так и других растений, указывают, что второе и последующие поколения гибридов не дают и не могут дать более скороспелых форм, нежели первое поколение.

Отсюда авторы приходят к предположению вести браковку гибридов на скороспелость прямо по первому поколению, считая, что если первое поколение является сравнительно поздним для данного района, то такое сочетание не обещает дать в дальнейших поколениях более ранние формы. Тем самым естественно должна упроститься селекционная работа.

В общей форме это утверждение расходится с обычными установлениями генетики и селекции. Фактический экспериментальный материал в этом отношении в мировой литературе все же является недостаточным ввиду того, что первое поколение и последующие выращивались обычно не рядом в один и тот же год, а в различные годы и соответственно в разных условиях. В этом отношении необходимо провести незамедлительно широкие исследования на большом мировом ассортименте.

В детально изученном нами скрещивании озимой карликовой пшеницы со скороспелой пшеницей в условиях Саратова (1919—1921) во втором и третьем поколениях появились растения и целые семьи (прослеженные до 4-го поколения), лишенные способности к кущению (с одним стеблем), определенно более ранние, чем исходный яровой родитель. Малая кустистость (в крайних вариантах до 100% одностебельности целых семей) явно была связана с коротким вегетационным периодом. Яровой образ жизни в данном случае доминировал над озимым (Вавилов и Кузнецова, 1921). Первое поколение на несколько дней было позже, чем яровой родитель.

Изучая генетически огромный мировой ассортимент льнов, нам и Е. В. Элладии (1934—1935) приходилось неоднократно отмечать совершенно определенные факты появления во втором поколении форм, значительно более ранних, чем первое поколение гибридов, при этом в усло-

* Данные о поведении вегетационного периода при гибридизации растений подытожены в сводке по генетике растений, составленной Матсуура (Matsuura, 1933).

виях, когда второе поколение выращивалось рядом с растениями первого поколения. Так, например, такого рода факты наблюдались нами повторно в течение 2 лет у гибридов поздней простратной формы льна-кудряша из Абхазии с типичным кудряшом из Афганистана. Из 170 растений во втором поколении 75 растений оказались более рано цветущими, чем первое поколение, притом крайние формы превосходили по скороспелости первое поколение на 8 дней.

В другом скрещивании той же поздней абхазской простратной формы льна с ранним псковским долгунцом из 397 растений второго поколения 182 растения были более ранними, чем первое поколение. При этом многие крайние формы по скороспелости обгоняли первое поколение на 5—8 дней. Как в том, так и в другом случае в первом поколении доминировала ранняя форма. Первое поколение приближалось по времени цветения и созревания к раннему родителю.

В ряде скрещиваний пшеницы в практике Института растениеводства наблюдалось появление более ранних форм, чем первое поколение последующих генераций гибридов. Такого рода факты наблюдались нами и другими исследователями нередко при скрещивании разнохромосомных пшениц.

Поэтому нам представляется необходимым при селекции на скороспелость прослеживать второе и дальнейшие поколения, учитывая возможность появления более ранних форм в процессе расщепления. Это тем более необходимо, что селекция ведется всегда на комплекс признаков, сочетание которых требует просмотра дальнейших поколений гибридов и отбора среди них.

Учение о стадийности подводит к новому пониманию генетики вегетационного периода. Исходя из него, явствует, что при подборе определенных физиологических типов в качестве компонентов для скрещивания можно совершенно определенно из двух поздних форм получить ранние формы. Сочетая, например, сорт, у которого длинной является первая стадия, а вторая короткой или нормальной, с сортом, у которого короткая первая стадия и только во второй стадии требуется длинный световой день, можно получить в потомстве формы, которые будут отличаться скороспелостью, заимствуя короткие стадии от того и другого родителя.

Гены, определяющие скороспелость, не обязательно должны быть однозначными. Факты стадийного развития особенно наглядно показывают сложность природы вегетационного периода. Приходится учитывать взаимодействие генов между собой и с условиями среды. Отсюда обычное несоответствие суммарного действия генов арифметическому сложению. Отсюда понятным становится разное поведение F_2, расщепляющегося по вегетационному периоду в разных условиях освещения и температуры.

Учение о стадиях развития вносит переворот в наши обычные старые представления. Для того чтобы выводить новые ранние сорта, не нужно непременно стремиться скрещивать раннего родителя с поздней формой, как это делали раньше, а можно подбирать различных поздних родителей и получать тем не менее в потомстве значительное ускорение вегетационного периода в том случае, если позднеспелость исходных сортов разной природы.

Учение о стадийности показало, что нет принципиальной разницы между яровыми и озимыми сортами, так же как и между растениями короткого и длинного вегетационного периода. Практически в данных условиях мы все же исходим из различий озимых и яровых форм. Не приходится, однако, забывать, что это понятие относительно для данных определенных условий.

Изучив, в смысле поведения отдельных стадий, сорта́, можно предвидеть, какие из них являются особенно интересными для получения необходимого нам сочетания по вегетационному периоду для данных условий. Колоссальный сортовой материал, имеющийся в распоряжении селекционера, ныне может быть использован планомерно в смысле подбора пар при селекции на вегетационный период, а поскольку за вегетационным периодом идут и другие свойства, тем самым значительно расширяется диапазон планомерной селекции. Вероятно, в ближайшие годы по этому разделу можно ждать интереснейших практических и теоретических результатов.

Т. Д. Лысенко показал, что сортовые различия по стадиям менделируют и тем самым дают возможность сознательного подбора пар для скрещивания и получения необходимых сочетаний.

Как правило, скороспелые сорта в условиях благоприятного длинного вегетационного периода являются менее урожайными, чем позднеспелые сорта, что понятно физиологически, поскольку ассимиляция их проходит в короткий период. Однако в этом отношении имеется достаточно возможностей для селекции, ибо простой корреляции здесь не существует.

Свалёфской станции удалось сочетать скороспелость с высокой урожайностью для условий Швеции. В условиях северных районов, а также в условиях засушливого лета или летних суховеев ранние сорта обычно в среднем характеризуются большей урожайностью.

Практический опыт показал возможность значительного повышения продуктивности яровых сортов от скрещивания с озимыми формами. Так, например, лучший сорт яровой пшеницы в Швеции Экстракольбен получен от скрещивания ярового сорта с типичным озимым сортом Королева Вильгельмина. Этот сорт повысил урожайность по сравнению с исходными лучшими селекционными сортами на 10%.

СЕЛЕКЦИЯ НА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

В условиях континентального засушливого климата огромной части земледельческой полосы СССР вопрос о подборе стойких к засухе сортов является исключительно важным. При селекции на засухоустойчивость необходимо различать виды засухи, время их проявления, отличать засуху почвенную от атмосферной. Так, например, в Восточной Сибири засуха проявляется на яровых хлебах в весеннее время; в районах преобладания озимой пшеницы — на Украине, на Северном Кавказе — засуха сказывается обычно в периоды созревания. В районах преобладания яровой пшеницы — в Заволжье, в Западной Сибири — опасной является как весенняя, так и осенняя засуха.

Наибольшей неустойчивостью во времени проявления засухи отличается юго-восток европейской части Советского Союза.

К сожалению, характеристика мирового ассортимента пшениц по засухоустойчивости пока может быть дана только весьма приблизительно и главным образом на основе эколого-географических данных. Только в последнее время физиология приступила к построению физиологической классификации пшениц.

По обычным представлениям, распространенным в агрономической литературе, засухоустойчивые формы пшеницы характеризуются малой кустистостью, отсутствием недогонов, слабой облиственностью. Преимущественно засухоустойчивыми являются остистые формы. Исследования физиологов в последние годы показали, что засухоустойчивость, как правило, не является каким-либо специфическим признаком, постоянно и неизменно присущим тому или иному сорту. Решающее значение в определении устойчивости к засухе имеют, с одной стороны, фаза развития, с другой стороны, предшествующие условия выращивания. В зависимости от длительности этих фаз развития, а также от распределения засух один и тот же сорт может проявить себя в разной степени устойчивым к засухе. Селекция на засухоустойчивость неразрывно связана с учетом особенностей развития сортов. Большинство сортов, считаемых селекционерами засухоустойчивыми, не являются таковыми в любой момент развития. Так, например, рекордные по скороспелости 28-хромосомные пшеницы Аравии и Сирии, высеваемые у себя на родине обыкновенно под зиму, используют почвенную влагу до истощения ее запасов к началу лета и являются там весьма устойчивыми к весенней и летней засухе. При позднем весеннем посеве они проявляют себя при недостатке влаги мало засухоустойчивыми. В период колошения растение является особо уязвимым засухой. Таким образом, засухоустойчивость в данном случае весьма относительна и связана с быстрым ростом и посевом в благоприятное в смысле влажности время.

Другой тип представляют собой твердые пшеницы Средиземноморья, которые легко переносят раннюю весеннюю засуху, пребывая как бы в стадии анабиоза, и этой особенностью обусловливается их засухоустойчивость. К поздней засухе они, как правило, мало стойки.

Единого типа ксерофильной пшеницы нет, но можно наметить несколько типов, характеризующихся комплексом специфических признаков и особенностями поведения.

Выделение таких физиологических типов и является одной из ближайших задач сортовой физиологии. Уже в настоящее время, в результате работ И. В. Красовской и Н. Л. Удольской (Омск), можно наметить ряд типов. Так, например, указанные выше формы скороспелых пшениц районов полупустынь (Сирия, Аравия, Казахстан) отличаются малой кустистостью, слабой облиственностью при физиологически высокой продуктивности листового аппарата. Сюда относятся преимущественно остистые формы. Корневая система таких форм обычно быстро развивающаяся и глубокая; зерно обыкновенно стекловидное, характеризующееся высокими мукомольно-хлебопекарными свойствами. Анатомически такие ксерофиты характеризуются компактным строением ткани, густым жилкованием, иногда мелкоклетностью.

Второй приведенный выше тип пшеницы, стойкий к ранним засухам, по всем признакам представляет противоположную картину, отличаясь большей облиственностью, замедленной ассимиляцией, в жаркие часы дня пониканием листвы при недостаточной почвенной влаге, резкой потерей тургора. Этот тип характеризуется могучей корневой системой, медленно формирующейся (И. В. Красовская).

Физиологические исследования И. В. Красовской обнаружили наиболее крайние варианты по засухоустойчивости среди 28-хромосомных пшениц Сирии и Палестины (группа *T. durum horanicum*), а также среди твердых пшениц Малой Азии и других стран, расположенных по берегам Средиземного моря; засухоустойчивой проявила себя и *T. timopheevii*. Наименее засухоустойчивыми проявили себя твердые пшеницы Абиссинии и высокогорных районов Северной Африки (районы Атласа и Марокко). Плоскостные (низинные) формы Марокко, Алжира отличаются большей ксерофильностью по сравнению с сортами, произрастающими в увлажненных районах на высотах Атласа.

Из наиболее устойчивых к засухе мягких пшениц выделяются восточносибирские пшеницы, волжские сорта типа Русак (var. *erythrospermum*); устойчив также ряд сортов яровой пшеницы Австралии. К ним приближается канадский Маркиз. Менее устойчивым оказался тип Полтавки, Прелюд, Новинка, а также ранние индийские яровые сорта. Неустойчивы западноевропейские яровые сорта пшеницы.

Из озимых пшениц особенно устойчивыми к засухе проявили себя сорта: Кооператорка, Степнячка, Земка. Менее устойчивы к летней за-

сухе Украинка, Кособрюховка, Дюрабль. Неустойчиво большинство западноевропейских форм и в особенности скверхеды.

В группе 42-хромосомных пшениц несомненно имеются формы, превосходящие по засухоустойчивости наши обычные ассортименты мягких пшениц. Особенного внимания заслуживают пшеницы Юго-Западной Азии, Ирана, Афганистана и Малой Азии. Наиболее засухоустойчивые американские формы яровой и озимой пшеницы ведут начало из нашей страны.

Селекционная практика обычно указывает на частую корреляцию ксерофилии сортов пшеницы с малой продуктивностью. Конечно, эта корреляция не является абсолютной и непреложной, проявляющейся в нормально увлажненных условиях, но во всяком случае она обнаружена на огромном мировом ассортименте, оставляя известный простор для селекции.

При селекции на засухоустойчивость необходимо уделять внимание экотипу растения в соответствии с типами засухи, распространенными в районе, где ведется селекция.

Близким разделом к селекции на засухоустойчивость является отбор форм на зноевыносливость и жаровыносливость. По-видимому, наиболее интересные в этом отношении формы приходится искать в знойных районах Юго-Западной Азии, в Иране, Афганистане, в Западном Китае.

В. В. Колкуновым была выдвинута связь анатомо-морфологических признаков со степенью засухоустойчивости. Им придавалось особенно большое значение размеру клеток и размеру устьиц, как важнейшему селекционному признаку для отбора на засухоустойчивость. В крайних вариантах у различных групп и видов пшеницы различия в числе и размере устьиц действительно бывают весьма большими. Так, например, у однозернянок, отличающихся в общем устойчивостью к засухе, число устьиц в поле зрения микроскопа в два раза больше, чем у обыкновенных пшениц. Сакс подметил правильность увеличения числа устьиц с уменьшением числа хромосом у видов пшеницы. Наиболее крупные устьица и в наименьшем числе на единицу площади свойственны мягким пшеницам.

Различия по размеру и числу устьиц проявляются очень резко при сопоставлении крайних видов и родов, например при сопоставлении проса с пшеницей или сорго с пшеницей, как это делал В. В. Колкунов. У первых устьица очень малы по сравнению с пшеницей. В более узких сортовых и видовых пределах, с которыми приходится постоянно иметь дело селекционеру, анатомо-морфологические отличия стираются и не могут быть взяты как критерий для распознавания физиологических типов. Практический опыт селекции не дал никаких заметных результатов применения отбора по анатомическим коэффициентам.

Сорта пшеницы резко различаются по корневой системе. Так, напри-

мер, по данным И. В. Красовской, сорта Мильтурум 0321 и Цезиум 0111 во взрослом состоянии имели корни весом около 2.0 г, тогда как Лютесценс 062 и Прелюд имели корневую систему весом всего в 0.4 г. В отношении наследственности засухоустойчивости растений данных не имеется. Во всяком случае, несомненно, что для выведения наиболее стойких форм наиболее обещающим представляется скрещивание различных экологических типов, привлечение к использованию для селекции видового разнообразия, в особенности в пределах видов с одним и тем же числом хромосом.

Большую роль в селекции на засухоустойчивость должны сыграть прямые способы определения засухоустойчивости в засушниках, а также на поливных землях полупустынь при варьировании норм и времени орошения. В качестве вспомогательного метода селекционер может использовать метод завядания, а также изучение одних и тех же сортов в различных эколого-географических средах.

Огромные задачи, выдвигаемые проблемой ирригации Заволжья, ставят перед селекционером новые требования к типу пшеницы. Опыт Канады и Соединенных Штатов в этом отношении пока не дал определенных результатов. Может быть, отчасти это связано с коротким вегетационным периодом в Канаде. Многие сорта, как Маркиз, Federation, возделываются там одинаково как на поливных, так и на неполивных землях. В условиях Средней Азии на богаре и на поливных землях нередко возделываются одни и те же сорта. С другой стороны, нам приходилось наблюдать в Иране, в Афганистане, в районах старой оседлой культуры широкое использование на поливных землях особенно продуктивных форм английской пшеницы *T. turgidum*. Во всяком случае, орошение открывает возможность подбора новых более продуктивных форм (Вавилов, 1934).

Учитывая возможность некоторого понижения качества сортов в смысле химического состава, количества белка при селекции для орошаемых земель, необходимо учесть подбор высококачественных сортов. Как показывают опыты в Америке и у нас на орошаемых участках, орошение вполне совместимо с высокими качествами зерна и хлебопекарными и мукомольными свойствами.

СЕЛЕКЦИЯ НА ЗИМОСТОЙКОСТЬ

В условиях Советского Союза селекция на зимостойкость является основным условием для культуры озимой пшеницы. Наличный ассортимент пшениц, включая наши лучшие государственные стандарты, не может считаться вполне удовлетворительным, хотя и является в этом отношении более ценным, чем западноевропейские формы.

Гибель пшеницы зимой происходит от разных причин: от низких температур, от действия ледяной корки, от вымокания, от застоя воды и других факторов. Хотя агротехнические мероприятия, как культура в бороздах, задержание снега, хорошая обработка, применение удобрений, весьма существенны в борьбе с гибелью озимых пшениц, в то же время решающая роль в этом отношении принадлежит сорту. Во всяком случае, значение сорта в борьбе за зимостойкость пшеницы является исключительно большим.

Можно отметить некоторую географическую правильность в причинах, обусловливающих гибель посевов озимых пшениц. В Поволжье главным образом губительна зимой низкая температура при недостаточности снегового покрова. На Украине и Северном Кавказе озимые пшеницы подвержены вымерзанию от низких температур, но также гибнут и при менее низких температурах, главным образом в результате ослабления растений от оттепелей, ледяных корок и выпреваний. При этом нередко на пострадавшие зимой посевы губительно действует также ранняя засуха, когда корни, находящиеся в холодных слоях почвы, еще недостаточно подают воды к листьям, начавшим вегетировать. В северных, западных и центральных районах европейской части Советского Союза озимые пшеницы страдают от застоя воды под глубоким снеговым покровом. В последнем случае нередко озимые пшеницы поражаются снежной плесенью *Fusarium nivale*.

Для разных районов типы зимостойкости должны быть различны. Для Поволжья необходимо отобрать наиболее морозостойкие формы. Для Украины, Северного Кавказа необходимо уделить внимание выведению рас пшеницы, которые были бы устойчивы к колебаниям зимних и весенних температур. Для севера приходится селектировать пшеницу, устойчивую к застою воды и глубокому и длительному снеговому покрову.

В условиях Соединенных Штатов географическая дифференциация причин гибели озимых проявлена чрезвычайно резко и положена в основу практической селекции.

Одним из важнейших установлений современной физиологии растений является зависимость устойчивости сортов к зимовке от предварительной закалки (Н. А. Максимов, И. И. Туманов). В незакаленном состоянии все сорта пшеницы, даже самые устойчивые, не способны выдерживать наши суровые зимы. Даже крупные различия в зимостойкости сортов могут проявиться лишь при наличии хорошей закалки. И. И. Туманов различает фазы в закалке: первая — при средних суточных температурах немного выше 0°, примерно от +6 до —1°; вторая закалка в замерзшем растении при температурах немного ниже 0°, примерно между —3 и —5° С. Для хорошей закалки нужен, как показывает опыт, постепенный переход от холодной погоды к небольшим морозам. Быстрота

и степень закалки разных сортов различны. Сорта погибают при различных температурах, в зависимости от степени закалки, примерно от —8 до —25° С. Степень закалки имеет не меньшее значение, чем интенсивность морозов. Из практики известны случаи гибели озимых при таких температурах, как —14 и —17° С, которые совершенно не опасны для хорошо закаленных растений.

Испытание огромного мирового ассортимента, проведенное Институтом растениеводства на Украине и на Северном Кавказе, показало, что наиболее морозостойкими формами являются озимые пшеницы Поволжья, Украины, отчасти пшеницы северных и центральных районов РСФСР. Менее холодостойки сорта Северного Кавказа и Крыма. Малая морозоустойчивость характеризует сорта Западной Европы, Средней Азии и Ирана. Также весьма слабой морозоустойчивостью отличаются озимые пшеницы Закавказья, средиземноморских стран и Аргентины.

Значительную морозоустойчивость проявляют высокогорные пшеницы Юго-Западной Азии, в особенности доходящие до крайних высот (2600 м) возделывания.

В общем, как показал непосредственный опыт, наш ассортимент озимых пшениц, пришедший в значительной мере в прошлом из Венгрии, с Карпат и близкий по типу к так называемым банаткам, отличается наибольшей морозоустойчивостью. Лучшие по зимостойкости сорта Соединенных Штатов Америки заимствованы от нас. Отыскание среди наличного мирового ассортимента мягких и карликовых пшениц более зимостойких форм — дело нелегкое. Гораздо больший простор мы имеем в отношении селекции на засухоустойчивость.

Так как посевы часто зимой только в большей или меньшей степени повреждаются, то весьма существенно при селекции озимых пшениц на зимостойкость учитывать способность сортов к регенерации. И в этом отношении наблюдаются резкие сортовые различия. Так, например, Лютесценс 0329 Саратовской станции, будучи весьма холодостойким, обладает слабой регенерационной способностью.

Для ускорения селекции на зимостойкость современная селекция прибегает к помощи физиологии, к испытанию сортов на низкие температуры в искусственных условиях. При крупных селекционных учреждениях, работающих с озимыми пшеницами, имеются установки холодильников.

Косвенные методы определения стойкости по осмотическому давлению, по определению сухого вещества, сахаров оказались в селекционной практике мало надежными.

Относительно селекции на стойкость к ледяной корке, к выпреванию и к вымоканию пока определенных данных о сортовых отличиях не имеется.

Весьма существенным является вопрос о соединении в одном сорте свойства зимостойкости с высокой урожайностью. На большом мировом ассортименте в общем наблюдается отрицательная корреляция. Сорта наиболее стойкие, как например 0329, к сожалению, мало продуктивны, но эта корреляция не абсолютна и дает значительный простор для селекции. При отборе на зимостойкость надо иметь в виду различное поведение одного и того же сорта в разных условиях. Так, например, сорт Дюрабль, выведенный на Украине Ивановской станцией, сравнительно стоек в Одессе, где его относят к первой категории по устойчивости; в Западной Сибири и в особенности под Ленинградом этот сорт уже попадает во вторую и даже третью категорию.

Вполне готовых сортов, полностью нас удовлетворяющих по зимостойкости и пригодных в то же время для широкой культуры на большом пространстве, пока не имеется. Ценные сорта, как Московская 02411, Дюрабль, ныне широко вводимые в культуру на севере, могут считаться лишь относительно наиболее устойчивыми.

Генетика зимостойкости изучена недостаточно. Наибольшее значение до сих пор имеет работа Нильссона-Эле, впервые установившего, что признак холодостойкости генетически является полимерным, обусловливающимся рядом генов. Об этом свидетельствует сложная картина расщепления гибридов холодостойких и нестойких озимых пшениц и возможность появления в результате скрещивания от двух нехолодостойких форм более холодостойких; и, обратно, от двух сравнительно устойчивых форм нередко наблюдается в потомстве во втором и третьем поколениях менее морозостойкие формы. Так, например, зимостойкий сорт Минхарди выведен от скрещивания двух менее холодостойких форм (работа Хейса в Соединенных Штатах). Во многих скрещиваниях в потомстве появляются растения, по стойкости заходящие за родительские формы. Свойство зимостойкости проявляет себя в зависимости от сортов и сочетаний то рецессивным, то доминантным, то промежуточным. При этом доминирование этого свойства зависит от комбинации родительских форм и от условий перезимовки и, более того, от условий развития свойства зимостойкости. Определенно рецессивной холодостойкость у озимой пшеницы проявила себя в опытах Джейнза, Саулеску, Левицкого.

Может быть, этим обстоятельством обусловливается выявление на периферии ареала озимой пшеницы наиболее холодостойких форм.

В опытах Хейса при скрещивании ярового сорта Маркиз с озимыми сортами Минхарди и Минтурки незимостойкость явно доминировала. F_1 полностью погибал при осеннем посеве, мало отличаясь в этом отношении от ярового родителя, в то время как озимый родитель в тех же условиях сохранился полностью (Фарго, штат Миннезота).

Нередко F_1 по зимостойкости занимает промежуточное место. В общем в разных комбинациях сортов озимых пшениц наблюдаются разные

результаты в смысле доминирования. Особенно это ясно в опытах Саулеску, проведенных с 35 комбинациями. По опытам Хейса, яровой образ жизни можно сочетать до некоторой степени с высокой холодостойкостью.

Окерман (Свалёф) отмечает появление в потомстве гибридов озимой пшеницы более устойчивых форм, чем родители, при этом наиболее стойкие формы оказались характеризующимися повышенным количеством сахара. То же наблюдалось в работах Брокерта при скрещивании озимых сортов Земка и Кооператорка в Одессе, а также на Безенчукской станции (работы Кобальтовой). Вообще, по-видимому, биохимические признаки, обычно связанные с зимостойкостью (процент сухого вещества и сахаров), в отношении доминирования и расщепления ведут себя аналогично зимостойкости.

Когда речь идет о зимостойкости, то обычно в иностранной литературе под ней разумеют морозоустойчивость. В подавляющем числе случаев морозоустойчивость является основным фактором, но все же приходится иметь в виду сложность собственно явления зимостойкости, как это указано выше, ибо оно является более сложным, чем сопротивляемость низким температурам.

Вопросы методики изучения генетики зимостойкости имеют большое значение ввиду комплексности самого явления, зависимости его от самых разнообразных факторов, как закалки, условий зимовки.

В отношении признака зимостойкости, так же как в отношении вегетационного периода, засухоустойчивости, необходимо помнить, что такого рода свойства, как и многие другие, связаны со стадиями развития.

Устойчивость сортов к морозу определяется специфическими особенностями плазмо-ядерного комплекса клеток тканей растения. Основой устойчивости приходится считать способность коллоидно-химической системы плазмо-ядерного комплекса растения противостоять разрушению при воздействии мороза.

Концентрация сахаров, солей, количество воды в клетках, осмотическое давление, активная кислотность и другие биохимические особенности клеточного комплекса играют роль при определении степени устойчивости к перезимовке. В свою очередь эти последние величины определяются особенностями роста и развития. Кроме того, имеют значение и морфологические особенности куста, глубина залегания узла кущения, количество запасных веществ в растении. Немаловажное значение имеет способность к регенерации после повреждений. Зимостойкость выявляет взаимосвязь со многими свойствами; имеются указания на связь ее с засухоустойчивостью.

Отсюда большая трудность генетического расчленения факторов; установить, где мы имеем плейотропное действие отдельных генов, где имеет место сцепление наследственных факторов, — дело нелегкое. Экологиче-

ские условия опыта, так же как и ход онтогенеза растения, играют немалую роль в изменяемости степени морозоустойчивости.

Заслуживают большого внимания соображения о подборе определенных экотипов по стадийности в качестве пар при скрещивании для повышения холодостойкости, о выборе исходных сортов, отличающихся внутренней природой устойчивости при одинаковой их внешней устойчивости и по-разному реагирующих на отдельные комплексы перезимовки. В этом отношении пшеницы различных стран с разными условиями зимовки представляют особенно интересный материал. Так, например, к вымоканию сравнительно устойчивы озимые сорта Польши и наших западных и центральных областей европейской части СССР. К низким температурам стойки украинские и крымские степные сорта.

Среди исходного сортового и видового разнообразия большого внимания заслуживают для взятия в качестве компонентов для пар прежде всего наши наиболее холодостойкие европейские формы озимой пшеницы, как 02411, Дюрабль, Лютесценс 0329, Гостианум 0237 и др., высокогорные афганские карликовые пшеницы, доходящие до пределов озимой культуры пшеницы, а также сравнительно зимостойкие формы *T. spelta*. Особенно интересны озимые сорта из Западного Китая (Кашгарии), характеризующегося суровыми условиями зимовки.

Суровые пустынные условия приподнятой над уровнем моря Кашгарии, высевающей главным образом озимые сорта, выработали, по-видимому, особенно стойкие типы.

Холодостойкость свойственна также некоторым сибирским яровым пшеницам и высокогорным формам Памира. Для трансгрессивной изменчивости, для получения заходящих форм эти компоненты могут представить значительный интерес.

Среди группы 28-хромосомных пшениц необходимо уделить особенное внимание зимостойким формам *T. dicoccum* (например, var. *atratum*), холодостойкой яровой персидской пшенице (*T. persicum*).

СЕЛЕКЦИЯ НА ОТЗЫВЧИВОСТЬ К УДОБРЕНИЮ

Экологическая классификация, приведенная выше, определенно указывает на резкие различия сортов пшеницы по отзывчивости на условия плодородия и обработки почвы. Практика давно уже различает ассортименты интенсивной и экстенсивной культур. На I Селекционном съезде в Харькове в 1911 г. П. П. Корховым было выдвинуто положение о необходимости селекции сортов хлебных злаков для интенсивных и экстенсивных условий.

Новейшие исследования, проведенные в Швеции, Дании, Англии и Германии (Lemmermann, Åkerman, Granhall, Nilsson-Ehle, Hudson и др.),

установили наличие резких сортовых различий пшеницы на отзывчивость к минеральным, в особенности азотистым удобрениям.

К сожалению, вопрос о сортовых различиях в этом отношении пока более разработан на ячменях, чем на пшеницах. Крупные успехи скандинавской, германской и английской селекции по ячменю и отчасти по пшенице за последние годы связаны с отбором сортов, отзывчивых на минеральные удобрения. В отдельных случаях получены разительные результаты в смысле повышения урожайности, почти на 20%, за счет подбора сортов, особенно эффективно использующих повышенные нормы удобрений. При этом, что особенно замечательно, это было сделано в странах, где и без того урожайность достигает средних величин в 20—25 ц с гектара.

Гудсон (Hudson, 1934) в Англии выяснил экспериментально большую отзывчивость на удобрение селекционного сорта Yeomen по сравнению с старым сортом Squarehead Master. Свалёфская станция в Швеции указывает на резкие различия сортов пшеницы по отзывчивости на азотное удобрение. При этом особенно эффективно реагировали сорта с прочной соломиной.

П. Заев (1933) установил значительные различия в реагировании сортов яровой пшеницы на различных видах чернозема. При этом роль почвенной разности не сгладилась и при внесении удобрения. Так, в его опытах особенно хорошо реагировал на удобрение сорт Цезиум 0111. Н. Л. Удольская (1934б) в Омске в условиях континентального климата установила особенно высокую отзывчивость на удобрение таких сортов, как Мильтурум 0321, твердая Гордеиформе 010, мягкая красная. Кудинов в 1926—1928 гг. нашел, что из озимых сортов пшеницы Кооператорка довольствуется меньшим количеством фосфорной кислоты; более энергично на это удобрение отзывается Степнячка, несколько меньше Земка.

Различия сортов в использовании удобрения определяются биолого-физиологическими особенностями, различиями корневой системы. Действие удобрений у различных сортов выявляется по-разному. Оно выражается в увеличении кустистости и колосоносных продуктивных стеблей, повышении веса тысячи зерен, в увеличении размера и веса колоса, в увеличении облиственности, в изменении ритма развития (согласно работе Шульце 1928—1929 гг.), в изменении мощности корневой системы, и т. д.

Связь отзывчивости на удобрение с вегетационным периодом очень сложна и определяется не только сортовыми различиями, но в большой мере условиями среды, количеством осадков, их распределением во времени, длиной вегетационного периода. Исследования Свалёфской станции (Нильссон-Эле) показали, что даже в условиях увлажненного климата нет определенной, простой связи эффективности удобрения с различиями сортов пшеницы по вегетационному периоду. Сравнительно

ранний австралийский сорт Аврора оказался в условиях Швеции обладающим наибольшей отзывчивостью на азотное удобрение среди всех испытывавшихся яровых сортов пшеницы.

Н. Л. Удольская (1934а) отмечает большую отзывчивость на удобрение в условиях Омска наиболее засухоустойчивых сортов. Интересно отметить, что и в опытах Жемчужникова с большим набором эколого-географических типов высокий показатель отзывчивости проявили также засухоустойчивые твердые пшеницы Сирии и Трансиордании (опыты проведены в сосудах).

Имеются наблюдения, показывающие наличие взаимоотношений между сортами и удобрением при перезимовке (Гребенников и Кружилин, 1931).

Исследования Е. Жемчужникова (1935 г.) в Институте растениеводства с различными видами и эколого-географическими типами пшениц обнаружили крупные различия форм по их реагированию на удобренном и неудобренном фоне. Некоторые сорта, как например аргентинский Lin Calel, проявили себя весьма продуктивными без удобрения, так же как и канадский сорт Китченер и твердая пшеница Гордеиформе 010. Особенно эффективно, в смысле повышения урожая, реагировали на удобрение твердые пшеницы Малой Азии, Сирии, Трансиордании; из мягких пшениц — северный сорт из Норвегии Börsum, Новинка. Особенно слабо реагировали вышеупомянутый аргентинский Lin Calel, канадский Китченер и из твердых пшениц *T. durum hordeiforme* из Македонии, а также абиссинская твердая пшеница *T. durum abyssinicum* var. *arraseita*.

Дифференциальное изучение реагирования отдельных выдающихся сортов на условия среды как в смысле урожайности, так и качества урожая, что в особенности важно в отношении ячменя, приводят к установлению специфической сортовой агротехники и удобрения применительно к определенному сорту. В этом направлении идут исследования в настоящее время в Англии, Германии и Швеции в отношении пивоваренных ячменей, и весьма вероятно, что в ближайшее время это будет перенесено и на селекционные сорта пшеницы. Во всяком случае, совершенно определенно можно считать установленной возможность выработки сортов, способных использовать значительные нормы удобрений и давать при этом урожаи, покрывающие расходы даже на дорогостоящие азотнокислые удобрения (данные Свалёфской станции).

Селекционная практика Швеции и Германии показала, что, несмотря на высокую производительность ряда старых сортов в условиях применения старых агротехнических приемов и обычных норм удобрения, ряд новых выведенных сортов значительно превзошел их по урожайности в условиях усиленного удобрения азотом. Совершенно определенно доказана возможность создания сортов, специально приспособленных для высоких норм удобрения.

Быстро растущее производство минеральных удобрений в СССР, передвижение земледелия к северу, неизбежно связанное с применением удобрений, грядущее широкое развитие поливной культуры пшеницы в Заволжье, которое потребует также применения удобрений, — все это заставляет немедленно развернуть в нашей стране селекцию пшеницы на различных агротехнических фонах.

СЕЛЕКЦИЯ НА НЕПОЛЕГАЕМОСТЬ И НЕОСЫПАЕМОСТЬ

В прошлом, когда уборка хлеба производилась серпом, полегание на поле перед уборкой было сравнительно мало опасным. Широкое распространение сноповязалок и комбайнов предъявило новые требования к сорту также и в отношении осыпаемости. Неполегаемость соломы обусловливается различными сочетаниями морфологических и анатомических особенностей, но в то же время в значительной мере зависит и от условий культуры, густоты посева, влажности, количества осадков, азотистого удобрения. В монографии Крауса «Полегание хлебов» (Kraus, 1908) дан обстоятельный обзор учения о полегании злаков, и в частности пшеницы, и подробно разбирается зависимость полегания от света, удобрения, содержания кремнезема в растении и т. д.

Из сортовых признаков, определяющих степень полегаемости, имеет большое значение толщина стенок стеблей, анатомическое строение, ломкость стенок соломины, выполненность стеблей сердцевиной, что характерно, например, для твердых и английских пшениц (*T. turgidum*). Цаде (Zade, 1920) придает большое значение высоте стеблей, а также площади листьев.

Краус (Kraus, 1908) и Виллис (Willis, 1925) сконструировали приборы для измерения прочности соломы. Стадтманн изобрел прибор, позволяющий измерять устойчивость как одного растения, так и нескольких растений и могущий быть применяем в полевых условиях. Альберт и Габриэль Говарды связывают неполегаемость с развитой корневой системой у пшеницы.

Сортовая амплитуда у пшеницы в отношении полегаемости очень велика, и как в пределах твердых, так и мягких пшениц в этом отношении имеются большие возможности. Такие виды, как *T. compactum*, *T. sphaerococcum*, *T. spelta*, нацело характеризуются прочной неполегаемой соломой и поэтому могут быть использованы для целей скрещивания. Большая амплитуда сортовых различий свойственна особенно *T. vulgare* и *T. durum*. Из твердых пшениц большой стойкостью против полегания обладают палестинские и сирийские пшеницы.

Для выяснения сортовых различий по неполегаемости можно с успехом практиковать сильно удобренный фон, применяя увеличенные дозы

азотистого и фосфорнокислого удобрения (работы Западно-Сибирской селекционной станции). Полегание особенно резко проходит на удобренном фоне, а также на сгущенных посевах.

По неосыпаемости амплитуда сортовых различий у пшеницы тоже очень велика как в пределах мягких, так и твердых пшениц и в особенности в первой группе.

Наряду с южноазиатскими формами мягкой пшеницы с плотно заключенным зерном, с трудом поддающимся обмолоту молотилкой, многие из наших обычных европейских и сибирских сортов мягкой пшеницы легко осыпаются, в особенности в условиях сухого лета. Между этими крайними вариантами наблюдается целая серия переходов.

Среди твердых пшениц нам пришлось найти группу форм, легко осыпающуюся в горных районах Атласа, в Марокко. Твердые пшеницы Абиссинии, в отличие от средиземноморских, сравнительно легко обмолачиваются.

Исследовав наследственность осыпаемости у некоторых европейских пшениц типа наиболее распространенных в Польше банаток и обычных западноевропейских безостых озимых пшениц, Стефан Левицкий пришел к выводу, что признак осыпаемости у этой группы является доминирующим при скрещивании и обусловлен двумя и более генами.

Селекционер заинтересован в выделении форм неосыпающихся, но в то же время с зерном, не трудно отделяющимся от цветковых и колосковых чешуй. Некоторые сорта пшеницы склонны к разламыванию колоса при созревании, что является также серьезным дефектом.

КОРРЕЛЯЦИЯ У ПШЕНИЦ

Учение о корреляции в селекции, истоки которого берут начало от принципа соотношения частей организма, развитого Кювье в начале XIX в., и закона равновесия органов Жоффруа Сент-Илера (1822), пронизывало всю селекционную работу второй половины XIX и начала XX столетия. Большое число исследований посвящено вопросу о корреляции у пшеницы, сводка их приведена Чермаком в «Руководстве по селекции» Фрувирта (4-е издание, 1923 г.).

Биометрика, давшая чрезвычайно удобные формулы для выражения корреляций путем вычисления коэффициента корреляции, стимулировала работу как в методологическом отношении, так и для практических целей селекции.

В главе по селекции пшеницы, составленной Фрувиртом, Рёмером и Чермаком в вышеупомянутом руководстве по селекции, значительный раздел учения о селекции пшеницы посвящен перечню корреляции у пшеницы. К числу важнейших из установленных корреляций Чермак относит: связь кустистости с длиной вегетационного периода, урожаем,

плотностью колоса; корреляцию числа стеблей с общим урожаем зерна, длиной колоса, плотностью колоса; корреляцию длины стебля с длиной колоса, весом зерна на один колос, с плотностью колоса; корреляцию толщины стебля с длиной междоузлий; корреляцию урожая зерна и веса колосьев, веса зерна, величины зерна; корреляцию ломкости колоса и плотного заключения зерна в колосках; корреляцию веса зерна с содержанием белка, величиной семян и, наконец, корреляцию длины вегетационного периода с урожаем, величиной зерна, количеством крахмала, белка и клейковины.

Перечисленные корреляции подразделяются на корреляцию внутри одной и той же расы и корреляцию, охватывающую различные расы пшениц. Некоторые из корреляций подверглись особенно подробному исследованию, как например соотношение длины вегетационного периода и урожая, а также и содержания белка в зерне. В условиях благоприятного климата в Западной Европе и в Англии обычно удлинение вегетационного периода идет параллельно с величиной урожайности и в то же время со снижением количества белка в зерне. Озимая пшеница обычно более урожайна и характеризуется пониженным процентом белка по сравнению с яровыми формами, отличающимися меньшей урожайностью и большим содержанием белка.

По-видимому, особенно часта связь в условиях увлажненного умеренного климата между продолжительностью периода от цветения до созревания и снижением процента белка. Факторы, удлиняющие период между цветением и созреванием, как показывают наблюдения, обычно снижают процент белка, увеличивая урожаи. Это может быть результатом наследственных различий сортов, у которых продолжительность периода между цветением и созреванием явно различима, но это иногда связано также с условиями погоды, климата и условиями культуры.

Огромное количество исследований было проделано для установления таких корреляций в целях упрощения селекции. Установлением их исследователь пытался упростить селекционную работу, имея конечной задачей по одному или немногим признакам определять ценность выбираемых форм.

Исследованиями В. В. Колкунова выдвинута была в начале XX в. роль величины клеток, в частности длины устьиц, так называемых анатомических коэффициентов, как признака, с которым находится в тесной связи урожайность, засухоустойчивость, зимостойкость и даже количество азота в зерне.

Учение о свободном сочетании наследственных факторов, выдвинутое менделизмом, заставило в последнее время коренным образом пересмотреть учение о корреляциях у пшеницы. Огромный новый видовой и сортовой материал по пшенице, вскрытый в последнее десятилетие в различных странах, в особенности в древних странах ее первичного формо-

образования, обнаружил множество отклонений от обычных установленных в прошлом корреляций. Почти все установленные ранее корреляции потребовали больших ограничений как в смысле сужения круга форм, к которым они применимы, так и уменьшения коэффициента корреляции.

Скрещивание форм и исследование процесса расщепления нарушило многие из установленных корреляций. В свете огромного нового сортового материала и данных по гибридизации многие из установленных ранее корреляций обнаружили большое число исключений.

В то же время гибридологическое изучение установило наличие множества генетических корреляций, обусловливаемых тем, что ряд признаков, как оказалось, определяется действием одних и тех же генов. Больше того, многие гены проявляют плейотропное действие, как это показано было в главе по генетике пшеницы.

Исследования обнаружили, что целые, комплексы, как например многие признаки *T. spelta* и *T. compactum*, обусловливаются определенными генами. Установлено, например, сцепление генов булавовидности и остистости у пшениц.

Из исследований в этом направлении укажем на работы А. А. Сапегина и его сотрудников по гибридологическому анализу сопряженных признаков у пшеницы (1916); в них особенно ясно показана генетическая зависимость плотности колоса от других признаков колоса.

Большое исследование по коррелятивной наследственности на основе гибридологического анализа проведено Стюартом в Соединенных Штатах (Stewart, 1926) и Бошнакианом (Boshnakian, 1922). Особенно большие и методологически ценные исследования проведены Ю. А. Филипченко. Им разработан метод индексов для учета коррелятивных связей. Филипченко различает два типа корреляций: внутрибиотипическую, или фенотипическую (внутри чистых линий), обусловливаемую одинаковой нормой реагирования двух признаков в ответ на воздействие внешней среды, и внутрипопуляционную, или генотипическую, корреляцию, для которой главным моментом является взаимоотношение друг с другом биотипов, входящих в состав популяций. Первая корреляция стоит в тесной связи с индивидуальной изменчивостью. Популяционная корреляция связана с групповой изменчивостью.

В работах Ю. А. Филипченко мы находим очень ценные соображения о методе индексов, часто употребляемом в селекционной работе. Этот метод имеет преимущество перед пользованием абсолютными величинами только в тех случаях, когда индексы проявляют известную закономерность, менее заметную на абсолютных величинах, или когда индексы менее изменчивы, чем абсолютные величины. Меньшая изменчивость индексов по сравнению с абсолютными величинами имеет место тогда, когда абсолютные величины, входящие в состав этих индексов,

связаны большой корреляцией и их изменчивость под влиянием внешних условий имеет приблизительно одинаковый характер.

Методом корреляции приходится постоянно пользоваться для выяснения связи количественной выровненности того или другого явления, того или другого признака. Построения биометриков, пытавшихся свести сложнейшие явления наследственности на степень корреляций, притом на смешанном материале, оказались в подавляющем большинстве случаев ошибочными. Практически, — как мы видели на разборе основных направлений селекции на урожайность, засухоустойчивость, зимостойкость, иммунитет, — корреляции имеют сравнительно весьма ограниченное значение, что привело к необходимости в основном вести работу при помощи прямых методов оценки растений. В частности, учение В. В. Колкунова о значении анатомических коэффициентов, разработанное в применении его к близким сортам, оказалось неприложимым при проверке на большом ассортименте. В то же время несомненно, что число генетических связей по мере расширения исследований в области генетики пшеницы неизменно будет увеличиваться.

ОБЗОР СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ ПО ОТДЕЛЬНЫМ СТРАНАМ

Огромная селекционная и генетическая работа по пшенице развернулась за последние десятилетия в ряде стран. В особенности в этом отношении приходится выделить Канаду, Соединенные Штаты Америки, Аргентину, Уругвай, Австралию, Швецию, Германию, Францию, Италию, Польшу, Финляндию и Японию. В Африке особенно интересны работы тунисских, марокканских, алжирских и южноафриканских селекционеров. Селекционная работа ведется и в других странах, возделывающих пшеницу, но там она носит пока сравнительно ориентировочный характер. Работа началась и ведется преимущественно путем индивидуального отбора, как например в Венгрии, Румынии, Болгарии, Греции, Португалии.

В предыдущем разделе мы уже в основном привели результаты, добытые мировой селекцией, здесь же остановимся только на характеристике основных направлений работы отдельных стран и учреждений.

Канада. Огромное увеличение посевов пшеницы в Канаде, возросших с площади в 830 000 га в 1900 г. до 10.5 млн га в 1933 г., т. е. более чем в десять раз, обусловливается в значительной мере успехами селекции. Научная селекция пшеницы несомненно сыграла весьма существенную роль в развитии сельского хозяйства Канады, выдвинув ее за последние десятилетия на первое место в мировом экспорте пшеницы. В Канаде вся

селекционная работа по пшенице централизована и ведется Государственной центральной экспериментальной фермой в Оттаве, основанной в 1886 г. Это опытное учреждение прекрасно оборудовано и представляет по существу институт, работающий всеми современными методами исследования.* Наряду с ним отметим недавно (в 1932 г.) открытый Национальный исследовательский институт в Оттаве, возглавляемый известным исследователем Робертом Ньютоном, которому принадлежат оригинальные работы по биохимии и физиологии сортов пшеницы. Этот институт интересен тем, что построен комплексно и включает в себя превосходно оборудованные отделы биологии, химии и физики. Оттавский институт селекции, носящий скромное название опытной фермы, дал наиболее замечательные сорта во всей мировой селекции пшеницы. Селекция пшеницы здесь связана с именем двух Саундерсов, отца и сына (Вильяма и Чарльза), а ныне с Ньюманом. Чтобы характеризовать достижения Оттавы, достаточно перечислить такие ценные сорта яровой пшеницы, как Маркиз, Гарнет, Риворд, Прелюд, Престон, ставшие мировыми стандартами.

С самого начала селекции Оттава организовала широкое привлечение исходного материала, в особенности из нашей страны, из Индии и Западной Европы.

В основу канадской селекции яровой пшеницы был удачно взят найденный в 1842 г. сорт галицийской мягкой пшеницы Red Fife, отличающийся превосходным зерном в условиях западной степной Канады. Обладая ценными качествами, этот сорт, однако, имеет недостаточно короткий вегетационный период и в условиях короткого лета Канады часто попадает под летние заморозки, обычные в западной Канаде.

Этот дефект заставил Вильяма Саундерса начиная с 1886 г. искать новые сорта и приступить к гибридизации Ред Файфа с русскими скороспелыми сортами Ладога и Онега и индийскими ранними сортами White Delhi, Hard Red Calcutta, Gehun и Karachi. Особенно большую роль в укорочении периода вегетации Ред Файф сыграла русская Ладога, полученная из района озера Ладоги близ Ленинграда. Этот скороспелый сорт отличается, так же как и Ред Файф, хорошим качеством зерна. По скороспелости в условиях Канады он превосходил Ред Файф на 10—15 дней.

Сама по себе Ладога, отличаясь малой продуктивностью, не могла удовлетворить требований Канады, и поэтому пришлось, естественно, приступить к гибридизации уже начиная с 1888 г. Так был получен Престон, на 6 дней в среднем созревающий раньше Ред Файф. В дальнейших улучшениях сыграл большую роль Gehun — гималайский сорт, собранный с вы-

* Работы Оттавской фермы и других селекционных учреждений Канады, а также организация сортового семеноводства обстоятельно изложены в книге В. В. Таланова (1931).

сот в 11 000 фут., и русская Онега (из района Архангельска). От скрещивания их выведен сорт Early Riga, на 8—9 дней более скороспелый, чем Ред Файф. Из Early Riga были отобраны Riga M и Dawny Riga G, из которых Riga M послужила родительский формой для одного из лучших современных сортов Канады Гарнет; Dawny Riga G была использована для получения сорта Ruby.

Самым крупным достижением канадской и, можно считать, мировой селекции пшеницы является создание сорта Маркиз (см. рис. 35, стр. 222). Целая эпоха связана в истории Канады с введением этого сорта в культуру.

Маркиз был получен от скрещивания раннего индийского сорта Hard Red Calcutta с галицийским сортом Ред Файф, сделанного Вильямом Саундерсом в 1892 г. Гибриды высевались из года в год, пока в 1903 г. Чарльз Саундерс не обратил внимания на одно из гибридных растений, выделив его за хорошую клейковину (определение качества клейковины сделано простым «разжевыванием» зерна).

В 1907 г. Маркиз впервые передается на испытание фермерам. В этот холодный год пшеница в Канаде была особенно поражена ржавчиной, и Маркиз сразу резко выделился своей устойчивостью, прочной соломой, превосходным бочковидным зерном, большим выходом муки и прекрасными хлебопекарными качествами. В 1915 г. Маркиз уже занимал 90% всей площади, занятой под яровой пшеницей в Канаде, и широко распространился на севере Соединенных Штатов.

Маркиз созревает на несколько дней раньше Ред Файф (от 3 до 10 дней, в зависимости от района и года), к тому же отличается неосыпаемостью, большой устойчивостью к мокрой головне и большой урожайностью. Высокое качество зерна и муки Маркиза сразу подняло стандарт пшеницы, повысив требования мирового рынка.

Из других интересных сортов Канады отметим Прелюд, сложный гибрид галицийских, индийских и русских северных пшениц (см. родословную в главе о подборе пар). Прелюд созревает на 1—2 недели раньше Маркиза. Сорт Гарнет интересен тем, что, превосходя по скороспелости родителей, он равен или даже превышает их по урожайности. Родословная его также очень сложная, как можно видеть из таблицы, приведенной выше (глава о подборе пар). Первое скрещивание было сделано в 1888 г.

Гарнет на 6—12 дней созревает раньше Маркиза. Будучи введен в культуру в 1926 г., он быстро распространился и занял район к северу от Маркиза. Уступая Маркизу по зерну и муке, он все же относится к группе пшениц хорошего качества по зерну.

Путем скрещивания в 1912 г. Прелюда с Маркизом получен новый сорт Reward, созревающий на неделю раньше Маркиза. По вегетационному периоду он занимает промежуточное место между Маркизом и Прелюдом. Этот сорт отличается выдающимися мукомольными и хлебопекар-

ными качествами. По количеству белка он превосходит даже Маркиз. Основной дефект его — сравнительно малая продуктивность в ряде районов.

Фактически в настоящее время в Канаде под Маркизом занято около 70% посевной площади яровой пшеницы, под Гарнетом 20% и под Ривордом и другими сортами 10%.

Чрезвычайно интересные цито-генетические работы по междувидовой гибридизации пшеницы в Канаде ведутся Томсоном в Саскатуне, отчасти указанные нами в главе о междувидовой гибридизации.

Большие работы по иммунитету пшеницы к заболеваниям сосредоточены в Имперской лаборатории по изучению ржавчины в Виннипеге (Dominion Rust Research Laboratory), где совместно работают крупнейшие фитопатологи и селекционеры (Креги, Маргарита Ньютон, Гоулден и др.).

До недавнего времени вся работа канадской селекции была централизована в Оттаве, гибридный материал рассылался по сети опытных учреждений; лишь в последние годы наблюдается частичная децентрализация с автономизацией в особенности работы в Виннипеге.

Основная работа Оттавы сосредоточена на яровой пшенице, под которой занята ныне в Канаде площадь до 10 млн га. Озимая пшеница идет в Канаде плохо, несмотря на большую работу с ней и большой интерес к введению ее в культуру. Посевная площадь под озимой пшеницей около 350 000 га.

Основные направления канадской селекции с яровой пшеницей в настоящее время следующие: устойчивость к грибным заболеваниям, скороспелость и качество зерна.

Даже Маркиз, приближающийся к идеалу в смысле продуктивности, устойчивости к ряду заболеваний, превосходного качества зерна, неполегаемости и неосыпаемости, не удовлетворяет Канаду своей восприимчивостью к стеблевой ржавчине.

Экспортируя большую часть производимой пшеницы, Канада прекрасно организовала стандартизацию пшениц и подняла требования к качеству зерна на мировом рынке. Ежегодно проводятся десятки тысяч анализов на белок и опубликовываются интересные карты продукции белка (Виннипегская лаборатория).

Характерным для Канады является малое число сортов и государственная организация селекции и семеноводства.

По глубине и оригинальности заслуживают большого внимания работы Виннипегской станции по борьбе с ржавчиной и головней. Достаточно указать на исследование Креги, вскрывшего впервые роль гибридизации в происхождении физиологических рас ржавчин и головни. Широко поставлено исследование физиологических рас. Здесь же ведутся оригинальные исследования по генетике иммунитета к ржавчине и головне.

Соединенные Штаты Америки. Если в Канаде вся селекционная работа сосредоточена на государственных опытных станциях, то в Соединенных Штатах Америки, наряду с опытными учреждениями, ведущими преимущественно методологическую работу, практической селекцией до сих пор занимаются частные фирмы. Правда, по пшенице роль частных фирм в Америке значительно меньше, чем по другим культурам, но все же она велика, и с этим связано большое разнообразие сортов, возделываемых в Соединенных Штатах. Официальный список изданий Департамента земледелия включает более 100 сортов промышленного значения. Фактически, как указывает «Ежегодник Департамента земледелия», в Вашингтоне за 1933 г. число сортов пшеницы, возделываемых фермерами, еще доходит до 300.

Опытное дело, так же как и селекция, поставлены в Соединенных Штатах на большую высоту. Селекционные станции имеются почти при всех опытных учреждениях во всех штатах, хорошо оборудованы и имеют возможность применять современные методы физиологии и фитопатологии. Каждая станция издает регулярно отчеты, в которых имеется ценный материал по селекции пшеницы. Ряд станций имеет дополнительно опытные поля в различных районах. В особенности высоко поставлена при селекционных станциях фитопатология; в этом отношении до последнего времени роль Соединенных Штатов была ведущей в мировой селекции. Стакман в Миннезотском университете (Сан-Пауль) первый начал оригинальные исследования по физиологическим формам ржавчины. Характерным для американской селекции является связь работы селекционера с фитопатологом, а в последнее время и с физиологом.

Главная масса пшеницы Соединенных Штатов представлена мягкой озимой и яровой пшеницей, под которой занято около 22 000 000 га, и 1 500 000 га заняты под твердой пшеницей (главным образом в Дакоте, Монтане и Вайоминге). Значительная площадь, около $^1/_2$ млн га, занята под карликовой пшеницей в Аризоне, Юте, Неваде и Калифорнии. В отличие от Канады, главная масса посевов в США представлена озимой пшеницей.

Селекционная работа по пшенице сосредоточена главным образом в штатах Миннезота, Северная и Южная Дакота, штат Вашингтон (Пульман), Небраска, Канзас и Калифорния. В Миннезоте (Сан-Пауль) во главе стоит д-р Хейс, автор известного руководства по селекции сельскохозяйственных растений, выведший ряд зимостойких форм озимой пшеницы и широко применяющий междувидовую гибридизацию. Им выведены наиболее зимостойкие сорта для условий Соединенных Штатов, как Минтурки, Минхарди, и граница культуры озимой пшеницы продвинута на 150 км к северу, в район, где раньше шла только яровая пшеница. В Южной Дакоте под руководством Мак Фаддена ведутся широкие работы по скрещиванию видов пшеницы для получения иммунных форм

к головне и ржавчине. Им выведены, путем скрещивания мягкой пшеницы с эммером, сорта, устойчивые одновременно к стеблевой и листовой ржавчинам и к пыльной и мокрой головне. Один из этих сортов назван им Hope, т. е. надежда. Несомненно, этот сорт представляет большой интерес для селекции и в других странах для использования его комплексного иммунитета. В последнее время этот сорт используется в СССР для выведения иммунных сортов мягкой пшеницы.

В Северной Дакоте и в Монтане особенно ценные работы по яровой пшенице проведены д-ром Волдроном, выведшим путем скрещивания сортов Маркиз и Кота новый превосходный сорт яровой пшеницы Серес, устойчивый к стеблевой ржавчине.

В штате Вашингтон, в городе Пульман, большие работы ведутся под руководством д-ра Гейнца, особенно много сделавшего по выведению иммунных сортов к головне.

В Канзасе широкие работы ведутся под руководством д-ра Паркера. Здесь сосредоточена главным образом работа по озимым пшеницам. Основное направление — засухоустойчивость и устойчивость к грибным заболеваниям, а также к шведской и гессенской мухам. Большие работы ведутся по селекции озимой пшеницы в штате Небраска под руководством д-ра Кизельбаха (Таланов, 1931).

Отметим интересные работы по устойчивости к заболеваниям фузариозом, проводимые Висконсинским университетом в Мадисоне под руководством д-ра Диксона. В Корнельском университете при Институте селекции ведется методологическая работа по селекции пшеницы под руководством д-ра Лова.

Почти при всех перечисленных станциях поставлены широкие методологические работы по изучению мукомольно-хлебопекарных особенностей сортов. Особенно оригинальные работы в этом отношении проводятся в Вашингтоне Департаментом земледелия, а также в Миннезоте и Канзасе. В Миннеаполисе во главе этой работы стоит Бейли, автор превосходной книги «Химия пшеничной муки» (русский перевод 1933 г., Снабтехиздат, Москва—Ленинград).

Отметим работу по селекции в условиях орошения, проводимую в штатах Колорадо, Монтана, Калифорния.

Основная работа по синтезу всей исследовательской работы в Соединенных Штатах, по систематическому изучению сортового разнообразия, а также методологические работы по отдаленной гибридизации и вся работа по государственному сортоиспытанию проводятся небольшой группой исследователей в Бюро растительной индустрии в Вашингтоне, возглавляемом в настоящее время д-ром Кларком (до 1931 г. этим делом ведал д-р Лейти). Это главное информационное учреждение, в котором можно в короткое время узнать все, что делается по пшенице в стране.

Аргентина. Развитие железных дорог в глубь пампы стимулировало расширение посевов пшеницы с 3 250 000 га в 1900 г. до 8 600 000 га к 1931 г. Наряду с этим за последние десятилетия наблюдается определенное повышение урожайности, которое вызвано главным образом достижениями селекции; при этом таково заключение не самих селекционеров, а экономистов (T. H. Brinkmann). В основном здесь возделывается мягкая пшеница, очень редко твердые пшеницы, главным образом сорт Candeal.

Селекционная работа в настоящее время ведется главным образом следующими учреждениями: частной фирмой д-ра Е. Клейна, работающего в провинции Буэнос-Айрес; опытной станцией на юге пампы в Трес-Ароджас под руководством Брунини; опытной станцией в Пергамино; опытной станцией в Гуатрахе (центральная пампа) д-ром Вильямсоном, работающим по гибридизации пшеницы и ржи в центральной пампе. До недавнего времени селекция велась также под руководством д-ра Рудорфа около Буэнос-Айреса.

Наиболее крупные достижения в селекции пшениц связаны с именем англичанина Бакхауза (Backhause), ученика Бэтсона, выведшего сорт 38 МА, и д-ра Фишера, работающего ныне в Уругвае.

До недавнего времени селекционная работа по пшенице в Аргентине проводилась главным образом немцами, итальянцами и англичанами.

Начиная с 1912 г. Министерство земледелия организовало отдел селекции и генетики для улучшения аргентинской пшеницы. Вначале работа шла путем индивидуального отбора. Как результат укажем сорта Lin Calel, Barleta 23. Из интродуцированных иностранных пшениц особенно близко подошел к условиям Аргентины канзасский сорт озимой пшеницы Kanred. Бакхауз первый начал в 1913 г. систематические работы по гибридизации, используя главным образом для скрещивания в качестве исходных сортов Barleta и китайский сорт, устойчивый к осыпанию и к желтой ржавчине. В результате им выведен превосходный сорт 38 МА, до сих пор широко распространенный в культуре в Аргентине.

Широко применяет гибридизацию в последние годы Е. Клейн, выведший сорта Record, San Martin, Triumfo, Klein 32, Klein 33.

Большая часть возделываемых сортов в Аргентине создана путем скрещивания. Помимо указанных выше сортов, для гибридизации использован скороспелый итальянский сорт Ardito с низкой соломой. Особенно ценный признак новых аргентинских сортов — неосыпаемость, пригодность для уборки комбайнами, которые очень широко распространены по всей Аргентине. В последнее время распространяются новые сорта Klein 33.

Экологически пшеница Аргентины сравнительно однородная и Рудорфом делится на три группы, главным образом по скороспелости. В 1935 г. Министерством земледелия в Аргентине издана подробная карта по районированию сортов пшеницы.

В последние годы селекция ведется главным образом на продуктивность, устойчивость к желтой ржавчине и на хорошее качество зерна. Мукомольно-хлебопекарная оценка в Аргентине поставлена очень высоко, ею руководит французский исследователь Андре, возглавляющий превосходно оборудованную лабораторию Министерства земледелия в Буэнос-Айресе. По иммунитету к ржавчине большие работы проводились до 1934 г. д-ром Рудорфом; по иммунитету к головне с учетом физиологических рас ведет работу Ниевес в центральной пампе.

Уругвай. Маленький Уругвай имеет первоклассное опытное учреждение, ведущее интенсивную работу по селекции пшениц под руководством д-ра Бергера (Boerger) и д-ра Фишера. По справедливости селекционная станция La Estanzuela agricola, расположенная на юге Уругвая в 25 км от городка Колония, называется «Южноамериканским Свалёфом». Работы этой станции по своему значению далеко выходят за пределы Уругвая и особенно важны для понимания условий селекции в Аргентине, расположенной рядом с Уругваем. Пшеничные районы Аргентины как раз примыкают к южному Уругваю. Уругвайской станцией широко поставлена работа по селекции пшеницы на качество, на иммунитет с применением гибридизации. Работа по гибридизации пшеницы здесь начата д-ром Клейном, ныне работающим в Аргентине.

Опубликованные отчеты Бергера на немецком языке в виде книги «Sieben la Plata Jahre» (Boerger, 1921) и в особенности 15-летний отчет, озаглавленный «Наблюдения в области земледелия», — 15 лет работы в области фитотехники в Уругвае (Boerger, 1928), — представляют основные труды по земледелию и селекции, имеющие значение не только для Уругвая, но также и для Аргентины.

Чили. Селекцией пшеницы в Чили занимаются три учреждения: опытная станция близ Сант-Яго в Llano Subercaseaux, С.-х. отдел Министерства земледелия в Сант-Яго (руководитель д-р Колт) и опытное поле в Темуко (на юге Чили). Опытная станция принадлежит национальному сельскохозяйственному обществу и основана в 1924 г. Культура пшеницы в Чили сравнительно недавняя, и поэтому местных сортов здесь нет. Вся культура пшеницы основана на привозных аргентинских, уругвайских, австралийских и итальянских сортах. Опыт показал, что особенно хорошо здесь идут некоторые сорта Австралии (например, Yandilla King); из уругвайских особенно хорошо пошел сорт Artigos, выведенный Бергером и отличающийся неосыпаемостью и устойчивостью к ржавчине. Пока основная работа селекционеров в Чили состоит в изучении мирового ассортимента в условиях этой страны, выбора наиболее ценных и подходящих сортов, их размножения, выделения чистых линий и организации сортоиспытания. Условия центрального и южного Чили исключительно благоприятны для культуры пшеницы. В последнее время опытная станция в Сант-Яго приступила к гибридизации.

Австралия. Площадь под культурой пшеницы здесь в последние годы дошла до 5 870 000 га (1933) ([10]). Селекционная работа с пшеницей в этой стране давно уже поставлена на значительную высоту. Вероятно, ни в одной стране внутривидовая и междувидовая гибридизация пшеницы не была поставлена так широко, как в Австралии. Работы Фаррера по гибридизации относятся еще к концу XIX в., когда он начал широко применять скрещивания отдаленных географических рас и видов. Его работа «Создание и улучшение пшениц для условий Австралии», опубликованная в 1898 г., до сих пор не потеряла интереса. Особенностью австралийской селекционной работы является сравнительно хорошая документация.

Трудные условия климата Австралии, обычная здесь засуха, грибные заболевания, низкая урожайность привели селекционеров к необходимости широко использовать гибридизацию. Проделаны буквально тысячи различных сочетаний с широким привлечением огромного мирового ассортимента.

В опубликованном в 1933 г. официальном списке австралийских сортов можно видеть наглядно размер гибридизационной работы с пшеницей в Австралии. В этом отношении селекция пшеницы в Австралии заслуживает специального критического исследования. В результате гибридизации создан большой набор ценных сортов, отличающихся прочной соломой, продуктивным колосом, сравнительной скороспелостью. Все сорта Австралии яровые. Из них наибольшее распространение в последние годы получил Hard Federation, выведенный индивидуальным отбором из знаменитого сорта Federation. Этот последний сорт в свою очередь выведен Фаррером в 1901 г. путем скрещивания индийских, галицийских и американских сортов и до сих пор еще широко возделывается, в особенности в штатах Victoria и New South Wales. Широким распространением пользуются также сорта: Bunyip, Nabawa, Gluyas Early.

Число селекционных сортов, приводимых в официальном каталоге, доходит до 200, что обусловливается наличием наряду с опытными станциями частных семенных фирм, занимающихся селекцией пшеницы.

В последнее время австралийские селекционеры широко применяют новейшие методы физиологии, включительно до регулярного использования в поле электрического освещения для ускорения вегетации северных сортов, для чего имеются специальные электрические установки на селекционных полях. Совместно с фитопатологами ведется в большом масштабе селекция на устойчивость к ржавчине и головне. Наряду с обычными видами головни здесь распространена листовая головня flag smut, в отношении которой выделен ряд устойчивых сортов (Bunyip, Florence и др.).

Особенно интересно отметить в австралийской селекции широкое использование анатомического метода как в оценке зерен, так и соломы в связи с отбором на полегаемость. Анатомические исследования сортов

пшеницы, проведенные в Австралии (Кобб и др.), представляют большой вклад в знание анатомии пшеницы.

Южная Африка. Южная Африка по климату в районах возделывания пшеницы близка к соответственным условиям Австралии и поэтому преимущественно использует результаты австралийской селекции. В последнее время здесь развернута селекционная работа по улучшению австралийских сортов путем гибридизации.

Индия. В течение последних 20 лет здесь проведена широкая работа Альбертом Говардом и его женой (Габриэль Говард). В 1909 г. А. Говардом опубликована превосходная монография «Пшеницы в Индии», в которой впервые было описано разнообразие индийских пшениц. Основной район возделывания пшеницы в Индии сосредоточен на северо-западе, главным образом в Соединенных провинциях и в Пенджабе, Синде и Бихаре. Пшеница Индии представлена главным образом разновидностями *T. vulgare*; реже возделываются твердая пшеница и карликовые пшеницы. Изредка в культуре встречается *T. dicoccum*.

В настоящее время приблизительно 10% всей площади, занятой под пшеницей в Индии, засевается селекционными сортами, выведенными Имперским сельскохозяйственным исследовательским институтом в Пузе, возглавлявшимся до недавнего времени А. Говардом. Селекция проведена как путем выделения форм из местных индийских сортов, так и применением гибридизации, с особенным вниманием на качество зерна и на корневую систему.

Индийские сорта отличаются скороспелостью, хорошим зерном, низким ростом, неосыпаемостью. В особенности широкое распространение получили засухоустойчивые формы Пуза 4 и Пуза 12; последняя отличается ярким красным колосом, что позволяет ее легко выделить среди других сортов. Пуза 12 распространилась также в Аргентине; Пуза 4 возделывается ныне в Австралии. Пуза 12 и Пуза 4 выделены путем индивидуального отбора. Из новых гибридных форм начинают распространяться Пуза 52, 54 и 100.

Кроме Пузы, селекционная работа в Индии ведется также в Пенджабе.

Общая посевная площадь под пшеницей в Индии достигла к 1933 г. 19 350 000 га ([11]),из нее около половины возделывается по орошению.

Китай. Общая площадь под культурой пшеницы в Китае превышает 20 млн га ([12]).

Несмотря на всю значимость этой культуры для Китая, уступающей только рису, основные массивы пшеницы представлены популяциями местных старых сортов, преимущественно мягкой пшеницы. В некоторых частях Китая земледельцы сознательно высевают смеси сортов, в расчете на то, что один сорт пойдет хорошо во влажный год, другой в сухой. Разновидностный состав китайской мягкой пшеницы, как показывает изучение нескольких сот образцов, доставленных нам д-ром Ловом из

Китая, представлен большим разнообразием, включая, наряду с обычными остистыми и безостыми формами, редкие инфлятные и коротко-остистые формы, а также разновидности с черным краем чешуй. Это связано, очевидно, с древностью пшеничной культуры в Китае, хотя в основном и заимствованной из Юго-Западной Азии.

Хозоно (Hosono, 1935), исследовав 426 образцов китайских пшениц, полученных им из большинства провинций, возделывающих пшеницу, установил для Китая 26 ботанических разновидностей мягкой пшеницы, 9 разновидностей карликовой пшеницы и в качестве редких примесей *T. durum hordeiforme* Host и *T. turgidum lusitanicum* Koern. Среди них особенно интересна новая разновидность инфлятной мягкой пшеницы, совершенно лишенной остей, var. *huangyangense* Hosono.

Экологический облик пшениц Китая весьма разнообразен, что соответствует разнообразию условий культуры. Среди них нами отмечены формы, отличающиеся большой устойчивостью к желтой ржавчине, и в то же время ряд форм, исключительно поражаемых этим грибом. Многие сорта мягких пшениц отличаются большой скороспелостью, низкой соломой, неосыпаемостью.

Ряд китайских форм был использован селекционером Бакхаузом для улучшения аргентинской пшеницы. Особенно интересны скверхедные формы пшениц с прочной низкой соломой.

В последние годы около Нанкина при сельскохозяйственном колледже возникла селекционная станция при участии в ее организации известного американского селекционера д-ра Лова. Работниками этого института Чен и Шен опубликованы работы по наследованию количественных признаков у пшеницы и по иммунитету к специфическим китайским болезням, а также по сравнению 537 иностранных сортов с китайскими местными формами.

Вопреки предположению о том, что древняя китайская культура выделила наиболее ценные формы пшеницы, новые селекционные сорта превзошли местные формы по урожаю на 30%.

Селекция ведется как методом индивидуального отбора, так и с применением гибридизации. Так, из местных образцов было заложено 15 тысяч чистых линий. Выделен ряд ценных сортов, как например 2905. Путем скрещивания выведены сорта, уже поступившие в размножение (1691, 2634). Большое внимание уделяется селекции на устойчивость к листовой головне и нематодам.

Пшеницы Северо-Восточного Китая обстоятельно описаны Б. В. Скворцовым (1927). В значительной мере они представлены сортами, занесенными в прошлом из России. Это преимущественно формы мягкой пшеницы (*albidum*, *lutescens*, *milturum*, *erythrospermum*), изредка карликовой пшеницы (*T. compactum* var. *icterinum* и другие разновидности); очень редко здесь культивируется твердая пшеница.

Гунчжулинской опытной станцией выведен ряд сортов путем индивидуального отбора (Телин, Саньсин, Ливингстон, Аньда и др.).

Общая площадь под пшеницей в Северо-Восточном Китае в 1931 г. достигла 1 380 000 га.

Япония. Так же как и в Китае, площадь пшеницы Японии уступает значительно культуре риса и ячменя, тем не менее все же до 1/2 млн га занято под этой культурой и она имеет тенденцию к расширению ([13]). Японские сорта пшеницы, так же как и китайские, отличаются специфическими особенностями: низким ростом, прочной соломой, большой скороспелостью. Обычно здесь они высеваются с осени. Главным образом до сих пор возделываются местные старые сорта, представляющие довольно однородные популяции.

Центром исследовательской работы является университет Киото, где под руководством проф. Кихара ведется интенсивная работа по цитологии и генетике пшеницы. Чрезвычайно интересные цитологические работы были проведены Сакамурой в университете Саппоро, на острове Хокайдо. В области цитологии и цитогенетики работы японских исследователей представляют выдающийся интерес. Ими первыми было установлено три группы пшениц по числу хромосом, и особенно школой Кихары детально разработана цитология междувидовых и междуродовых гибридов. Кихара и Лилиенфельд установили специфичность генома *T. timopheevii.* Отметим также ценную сводку Матсуура по генетике пшеницы. Хотя Япония и не ведет большой оригинальной селекционной работы с пшеницей, но в области цитогенетики она занимает выдающееся место. В последние годы значительная часть этих исследований публикуется в журнале Cytologia, издающемся в Токио на английском и немецком языках.

Северо-Западная Африка. В Северо-Западной Африке большая селекционная работа с пшеницей развернулась только в последние годы, главным образом в Тунисе, под руководством д-ра Бёфа (Boeuf) и в Рабате в Марокко под руководством д-ра Мьежа. Недавно опубликованная монография по селекции пшеницы Бёфа несомненно представляет исключительный интерес прежде всего по широте охвата вопроса. Она посвящена не только селекции, но и ботаническому исследованию пшеницы с использованием всех современных методов. Главное направление в работе Туниса — это создание неполегающих форм, устойчивых к летним суховеям, а также к ржавчине. Селекция ведется с мягкими и твердыми пшеницами. В Алжире проводятся главным образом работы по изучению сортов. Селекционная работа ведется в небольшом масштабе при сельскохозяйственном колледже под руководством профессора Дюселье. Особенно интересны для нее в Северной Африке многочисленные сорта твердых пшениц. До сих пор они играют здесь доминирующую роль (в Алжире $^3/_4$ всей площади пшеницы).

Англия. Англия является страной, давно уже хорошо поставившей селекционную работу с пшеницей. Начало ее относится к первой половине XIX в., когда, неизвестно при каких обстоятельствах, появились первые скверхеды в Англии, т. е. квадратноголовые пшеницы, отличающиеся большой продуктивностью, прочной соломой и в то же время дающие зерно низкого качества. Со второй половины XIX в. со скверхедами начинается большая селекционная работа.

История английской селекции пшеницы связана в своем начале с именами полковника Ле Кутера, майора Галлета и Патрика Ширеффа. Все трое документировали свою работу обстоятельными трактатами, до сих пор сохранившими свое историческое значение в мировой селекции.

Ле Кутер под влиянием испанского ботаника Ла Гаска, эмигрировавшего в Англию, начал селекцию пшеницы индивидуальным отбором (Le Couteur, 1836).

Галлет в середине XIX в. выдвинул метод классической генеалогической повторной селекции с отбором колосьев от самых лучших растений, а в пределах колоса — лучших зерен, с проведением селекции на возможно выровненных удобренных полях. Надо отметить, что некоторые сорта Галлета держатся в Англии до сих пор.

Упорную селекционную работу в середине XIX в. начинает Патрик Ширефф, выведший в течение длинного ряда лет путем отбора ряд ценных сортов пшеницы и приступивший не совсем удачно к гибридизационной работе. В книге «Об улучшении хлебных злаков» (Shireff, 1873) он подробно сообщает методы своей селекции. В главе о гибридизации мы привели факты из истории первых скрещиваний пшеницы, имевших место в Англии.

Большая гибридизационная работа с пшеницей начинается в Англии с Биффена и относится к началу XX в. Биффен в Кэмбридже первый под влиянием Бэтсона приступает к генетике пшеницы и устанавливает подчинение законам Менделя признаков, унаследуемых пшеницей. Он первый устанавливает менделирование устойчивости к грибным заболеваниям, качества зерна, а также других физиологических признаков. Многие из его установлений потребовали в дальнейшем серьезных коррективов. Процесс расщепления физиологических признаков оказался значительно сложнее, чем представлялось Биффену. Но, во всяком случае, ему принадлежит приоритет установления менделирования большинства признаков пшеницы, как морфологических, так и физиологических.

Сорта, выведенные Биффеном, получили широкое распространение, а его работы, — а также его ассистента Энгледау, — по теории селекции пшеницы представляют значительный интерес в мировой селекционной литературе. В маленькой книжке, где Биффеном подытожены в конце работы результаты 20-летней селекции, имеются очень ценные оригиналь-

ные указания, особенно практического характера. Краткую сводку о сортах пшеницы в Англии, а также по истории селекции в 1934 г. опубликовал Персиваль. Работы по сортоиспытанию ведутся Национальным институтом сельскохозяйственной ботаники в Кэмбридже.

Германия. Обстоятельная сводка по истории селекции полевых культурных растений в Германии составлена д-ром Гильманом в 1910 г.; здесь дается обзор не только работы опытных станций, но также и всех главнейших частных семенных фирм; в этой же книге собран ценный материал по селекции пшеницы. Дополнением к этой работе в качестве источника для изучения германской селекции может служить сборник, изданный к 25-летию Германского общества содействия селекции в 1933 г.

Приходится согласиться с д-ром Гильманом, что к началу XX в. немецкая научная селекция занимала первое место среди других стран как по числу хорошо поставленных государственных селекционных учреждений, так и по огромной практической работе семенных фирм, создавших германской селекции мировую славу.

Вильгельм Римпау в Шланштедте, владелец небольшой семенной фирмы, считается основателем научной селекции в Германии, так же как семья Вильморенов во Франции. Селекционная деятельность его относится к третьей четверти XIX в. Его классические работы по гибридизации хлебных злаков, и в особенности пшеницы и ячменя, до сих пор не потеряли своего значения (Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1891; Die Züchtung neuer Getreidevarietäten, Landw. Jahrb., 1897).

Лучшие руководства по селекции пшеницы впервые были опубликованы в Германии. Отметим прежде всего замечательную книгу Фредерика Кёрнике «Руководство по хлебным злакам» 1885 г. («Handbuch der Getreide»), в котором в двух томах подытожено знание о сортах пшениц земного шара, известных к тому времени. Эта книга до сих пор не потеряла своего значения и является классической в мировой литературе по пшенице.

Укажем работу Рюмкера по методике селекции хлебных злаков. До недавнего времени основным справочным изданием по селекции пшениц был четвертый том капитального коллективного труда «Handbuch für Pflanzenzüchtung», составленного под редакцией австрийского селекционера Фрувирта, издававшегося в Германии несколько раз начиная с 1900 г.

Нельзя не отметить ряда немецких научных журналов, как например «Kühn Archiv», «Zeitschrift für Pflanzenzüchtung», «Beiträge zur Pflanzenzucht», «Der Züchter», аккумулировавших в себе огромное число ценнейших работ по селекции пшеницы.

Немецкая селекция до недавнего времени находилась преимущественно в частных руках, однако уже давно передовые коммерческие фирмы Германии начали привлекать науку к своей работе, и селекция ряда крупней-

ших семенных фирм поставлена на уровень современной науки. Во всяком случае, характерным для всей Германии и по сей день является большое число семенных фирм, ведущих практическую селекцию пшеницы и конкурирующих между собой.

Из наиболее крупных фирм упомянем следующие:

Gustav Bestehern (Belitz bei Cönnern a. Saale, Prov. Sachsen).
Rudolf Bethge (Schackensleben, Prov. Sachsen).
Ferdinand Heine (Kloster Hadmersleben, Bez. Magdeburg. Prov. Sachsen).
Gustav Jaensch u. Co. (Aschersleben).
W. Rimpau (Schlanstedt, Bez. Magdeburg).
C. Behrens u. Co. (Schlanstedt).
Fr. Strube (Schlanstedt).
Beseler (Anderbech, Prov. Hannover).
A. Kirsche (Domäne Sundhansen, Herzogtum Gotha, Thüringen).
Ph. Heinrich Stoll (Meckerheim, Baden) (особенно интересна здесь селекция с *T. spelta*).
Arnim Criewen (Criewen b. Schwedt, Brandenburg).
Otto Cimbal (Frömsdorf, Schlesien).

Список возделываемых сортов пшеницы Германии исключительно велик: насчитывается не менее 200 сортов для этой сравнительно небольшой страны, возделывающей под пшеницей около 2 300 000 га. (1933) ([14]). Фосс в 1933 г. в своем «Сортоведении» описывает 155 сортов мягкой пшеницы, имеющих практическое значение в Германии. Гильман в своей сводке указывает 61 частную фирму, работающую с озимой пшеницей, и 28 фирм, работающих с яровой пшеницей.

Работа семенных фирм проводилась и проводится как при помощи индивидуального отбора среди местных и иностранных сортов, так и с широким применением гибридизации.

В особенности большую роль в улучшении немецких сортов сыграли английские скверхеды и отчасти селекционные сорта, выведенные шведской Свалёфской станцией.

Наряду с частными фирмами крупную селекционную работу в Германии проводит ряд государственных селекционных станций, существующих или самостоятельно, или — чаще — в виде отделов при опытных станциях сельскохозяйственных институтов и университетов.

Из государственных учреждений, работающих по селекции пшеницы, на первое место мы ставим Сельскохозяйственный институт в Галле при университете, в прошлом руководимый Вольтманом и Гольдефлейсом, а в настоящее время Рёмером. Как в прошлом, так и в особенности в настоящем работы этого института по методике селекции представляют исключительный интерес своим глубоким аналитическим подходом и в то же время комплексностью в работе физиологов, селекционеров, фитопатологов и технологов.

Превосходную сводку достижений Института селекции в Галле дает специальный том, выпущенный к 50-летию д-ра Рёмера журналом «Kühn Archiv» (1933).

Переняв основную методику селекции по иммунитету у Соединенных Штатов путем приглашения для этой цели д-ра Штакмана из Миннезоты, институт в Галле пошел дальше, широко поставив изучение физиологических рас ржавчины и головни и начав планомерную гибридизацию пшеницы в целях выведения иммунных сортов пшеницы. Работы в этом направлении, руководимые Рёмером, являются выдающимися в современной селекционной литературе.

Здесь же проводятся работы по изучению качества зерна на небольших пробах, причем разработаны специальные методы изучения качества на малых пробах (метод Пельшенке). В последнее время здесь развернулись работы по сортовой физиологии под руководством д-ра Фухса.

Из других крупных селекционных учреждений отметим работу Баварской станции около Мюнхена в Вейгенштефене, руководившейся раньше проф. Краусом, автором книги о полегании хлебов, позднее проф. Кислингом и д-ром Раумом.

Das Institut für landwirtschaftliche Pflanzenproduktionslehre в университете в Бреслау является заслуженным пионером европейской научной селекции пшеницы. Здесь начал свою работу Рюмкер, автор одной из лучших работ по методике селекции хлебных злаков, оригинатор ряда сортов пшеницы. Ныне здесь работает д-р Беркнер, разработавший экологическую классификацию пшеницы.

Селекционная станция при Агрономическом институте Иенского университета в течение длинного ряда лет ведет селекцию пшеницы. До недавнего времени эта работа руководилась проф. Эдлером.

Значительная работа по селекции пшеницы велась до последнего времени также при Агрономическом институте Лейпцигского университета под руководством д-ра Цаде, применившего впервые метод серодиагностики для различения групп пшениц.

Отметим также небольшую, но оригинальную работу по пшенице одного из наиболее интересных селекционных учреждений Европы, созданного д-ром Эрвином Бауром в Мюнхеберге около Берлина. Этот институт ведет широкую междувидовую и междуродовую гибридизацию. Им выведен особый сорт пшеницы, пригодный для песчаных и легких почв.

В Тироле, в районе Вюртемберга, в Баварии, где до сих пор значительные площади заняты под культурой настоящей полбы, многие частные фирмы ведут гибридизационную работу, скрещивая полбу с мягкой пшеницей, главным образом с целью повышения продуктивности полбы и уменьшения ее ломкости.

В этом же направлении ведется работа д-ром Вакером в Гогенхейме.

Наконец, отметим институт в Бонне-Поппельсдорфе, где проведены работы по систематике пшеницы Ф. Кёрнике и Вернером.

Из новейших работ в Германии особенно интересны направления селекции пшеницы на отзывчивость к минеральным удобрениям, на иммунитет к ржавчине и головне, а также в последнее время — на мукомольно-хлебопекарные свойства. Германский институт по изучению мукомольно-хлебопекарных свойств хлебов (Reichsanstalt für Getreideverarbeitung) в Берлине является одним из первых по времени возникновения и по оборудованию. Результаты исследований этого института подытожены в книге Ньюманна «Brotgetreide und Brot» (первое издание 1914 г., третье издание 1929 г.).

Италия. Посевная площадь под пшеницей в Италии приближается к 5 млн га ([15]). Разнообразие условий, связанное с горным рельефом и вытянутостью страны, обусловливает разнообразие климатов, а в связи с этим Италии свойственно большое разнообразие видов и сортов пшеницы. В сводке, составленной профессором Де Циллисом (De Cillis, 1927), число сортов, имеющих хозяйственное значение и занимающих сравнительно значительные площади, определяется цифрой 96.

Ни для одной страны мы не имеем такого обстоятельного исследования сортов применительно к условиям, как для Италии. Работа Ацци «Климат пшеницы Италии» («Il clima del grano in Italia», 1922) дает детальную характеристику всей страны в отношении условий культуры пшеницы и сортов. Физиографические карты, составленные Ацци, учитывающие условия климата, сопоставлены с распределением сортов, с указанием для каждого сорта его положительных и отрицательных сторон. Это ставит перед селекционером определенные задания по улучшению сортов для определенных районов.

Обстоятельная работа Де Циллиса посвящена характеристике и географии сортов и условиям культуры пшеницы (De Cillis, 1927).

Северные районы Италии возделывают преимущественно мягкую пшеницу, южные — твердую; в горных увлажненных районах возделывается *T. turgidum.* Местный сортовой материал исключительно разнообразен и интересен по наличию в нем высокопродуктивных форм.

Последние два десятилетия селекция в Италии связана главным образом с именами двух крупных итальянских селекционеров — Тодаро и Стрампелли. Первый работает преимущественно путем индивидуального отбора среди местных популяций, второй — методом гибридизации. Это как бы антиподы селекции. Тодаро возглавляет институт селекции в Болонье, Стрампелли руководит институтом генетики в Риме с его филиалом в Риети. Этот институт представляет собой селекционную станцию. Во всех латинских странах термин «селекция» переводится через слово «генетика», и поэтому многие селекционные учреждения носят

название институтов генетики (в Испании, Мексике, в Южной Америке).

Школа Тодаро считает, что итальянские местные популяции исключительно богаты своим потенциалом и нужно только уметь находить ценные формы. Школа Стрампелли считает, что все надо создавать снова. Как Тодаро, так и Стрампелли вывели ряд ценных сортов, которые ныне занимают значительную часть пшеничной площади в Италии.

Выше мы останавливались на замечательном сорте Ардито, выведенном Стрампелли, в образовании которого, путем скрещивания, приняли участие голландская Вильгельмина Тарве, местный старый сорт Италии Риети и японский сорт Акагомуги. Ардито особенно ценится за прочную низкую солому, за большую скороспелость и урожайность; особенно хорошо он идет на плодородных почвах; дефект его — осыпаемость зерна.

Стрампелли вывел из того же скрещивания ряд других сортов, как Dante, Fausto Sestini, Mentana. От скрещивания сорта Rieti × Massy им выведен известный сорт Carlotta Strampelli и сорт Varrone. Ныне в Италии широко распространяется неосыпающийся сорт Ментана.

Как можно видеть, в основе создания этих лучших гибридных селекционных сортов приняли участие: местный старый сорт Rieti, отличающийся универсальностью, широко распространенный в северной Италии, один из наиболее пластичных сортов в смысле приспособления к разным условиям, затем один из наиболее продуктивных европейских сортов Вильгельмина (Голландия) и японский ранний низкорослый сорт Акагомуги.

Тодаро выведены сорта: Inallettabile 96, Gentil Rosso 58, Gentil Rosso-Semiaristato 48, Rieti 11, Bologna 12, Bologna 31 и др.

В последнее время и Болонский институт перешел также к гибридизации.

Научная селекция в Италии пока в основном имела дело с мягкими пшеницами. Сорта твердой и английской пшеницы (*T. turgidum*) представлены в Италии почти исключительно местными популяциями.

Франция. До последнего времени семенная фирма Вильморена и Андрье была почти монополистом в селекции пшеницы во всей Франции, выводя при этом сорта также и для французских колоний. Фирма Вильморен существует более 200 лет и давно ведет интенсивную селекцию с применением научных методов. Руководители фирмы Людовик, Генрих и Филипп Вильморены сделали многое для селекционной науки: ими впервые был введен в практику метод чистых линий, разработана методика селекции с перекрестноопыляющимися растениями и с 1873 г. начата широкая гибридизационная работа с пшеницами. Людовик Вильморен (Louis Levèque de Vilmorin) с полным правом может быть причислен к основателям научной селекции. Им введен впервые сознательно

принцип индивидуального отбора в 50-х годах прошлого века. Генрих Вильморен опубликовал обширное описание сортов пшеницы.

Из общей площади в $5^1/_2$ млн га ([16]) под пшеницей во Франции значительная часть занята сортами, выведенными фирмой Вильморен.

Из озимых сортов мягкой пшеницы селекции Вильморенов, выведенных путем сложной гибридизации многих сортов (см. родословные, приведенные в главе о подборе пар), укажем наиболее важные. Vilmorin 23 (var. *lutescens*), невзрачный по колосу, отличается превосходным зерном с хорошими хлебопекарными качествами и высокой продуктивностью. Новый сорт Vilmorin 27 var. *lutescens* (выпущен в 1927 г.) отличается неполегаемостью.

Из старых сортов нельзя не отметить Dattel (var. *alborubrum*), пригодный для северных районов, благодаря своей зимостойкости, Bon Fermier (var. *lutescens*), отличающийся урожайностью и хорошими хлебопекарными качествами, Hâtif inversable (var. *lutescens*) — плотноколосый, очень стойкий против полегания, о чем свидетельствует само название; хорошо идет на удобренных почвах.

Наконец, отметим лучший французский яровой сорт Aurore (var. *lutescens*). Этот сорт был выведен Фаррером в Австралии от скрещивания Jacinth×Ladoga и подвергся селекции Вильмореном. Это чрезвычайно урожайная скороспелая пшеница, особенно пригодная для удобренных почв. Часть своих селекционных работ Вильморен ведет в различных частях Франции совместно с опытными станциями в Тарне, Кольмаре и др.

Кроме Вильморенов, во Франции имеется несколько частных селекционных станций коммерческого характера. Селекция во Франции рассматривается как очень доходная статья. Только недавно возник крупный агрономический исследовательский центр в Версале с отделом селекции, возглавляемым д-ром Шрибо. Работа агрономического института в Версале носит преимущественно методологический характер. Особенно интересны работы по зимостойкости, химическим свойствам. Институт хорошо оборудован.

Проблема междувидовой гибридизации генетически разрабатывается во Франции Бларингемом.

Польша. Первое руководство по селекции растений на русском языке было составлено заведующим польской Собешинской сельскохозяйственной опытной станции Семполовским (1897); оно было издано Вольным экономическим обществом в Петербурге. В этой книге автор сообщает о пионерах селекции пшеницы в Польше, начавших улучшение местных сортов методом Галлета во второй половине XIX в. (А. Янаш в Данькове Варшавской губ., В. Пепловский в Сарнове Плоцкой губ., К. Белевский в имении Высоколитовском Гродненской губ., Г. Мазуркевич в Недржвице-Костельной Люблинской губ.).

А. Янаш и Семполовский (на Собешинской станции) в 80-х годах прошлого века приступили к скрещиванию скверхедов с местными сортами Пулавкой и Сандомиркой.

Отметим, что ряд зимостойких и урожайных старых сортов пшеницы Польши, как Пулавка, Сандомирка, Банатка, Тейская (последние две — венгерского происхождения), были заимствованы нашей страной из Польши и послужили основой для выведения методом индивидуального отбора наших лучших селекционных сортов озимой пшеницы, как 2411, 2453, 27, Украинка и др. ([17]).

В настоящее время практическая селекция пшеницы ведется в Польше рядом опытных станций как путем индивидуального отбора, так и путем скрещивания.*

В Пулаве, в Институте национальной сельскохозяйственной экономии сравнительно широко ведутся исследования по генетике хозяйственных признаков, как зимостойкость, неполегаемость (S. Lewicki). Результаты этих исследований публикуются в мемуарах института (Pamiętnik państwowego instytutu Naukowego Gospodarstwa Wiejskiego w Pulawach). Генетические исследования, в особенности по междувидовой гибридизации пшениц, в последние два десятилетия сосредоточены в Польше в Институте генетики при высшей сельскохозяйственной школе в Варшаве и ведутся под руководством профессора Е. Малиновского (E. Kanewski, W. Arciszewski и др.). Они опубликовываются в мемуарах Института генетики (Pamiętnik zakładu Genetycznego).

Болгария. Селекционная работа с пшеницей начата здесь 40 лет тому назад на опытной станции в Образцов Чифлик, около Руссе, в северо-восточной Болгарии. Здесь селекционером И. Ивановым был выведен при помощи индивидуального отбора ряд сортов озимой пшеницы. Из них наибольшее распространение получил № 16 *Triticum vulgare* var. *ferrugineum*. Более устойчивыми к холоду являются сорта №№ 7, 14, также *Triticum vulgare* var. *ferrugineum*. По урожайности, однако, эти два сорта уступают № 16. Путем скрещивания № 16 с французской пшеницей Noé Иванов вывел сорт № 159. Эта форма является наиболее урожайной в Болгарии, отличаясь в то же время прочной соломой, скороспелостью, уступая, однако, № 16 по зимостойкости.

В настоящее время селекцию пшеницы на этой станции продолжает Пройтхов (Proytchoff). В южной Болгарии на станции в Садово ведется селекция мягких и твердых пшениц, главным образом путем индивидуального отбора.

Селекционная работа с пшеницей ведется также в Софии на сельскохозяйственной опытной станции, а также на севере Болгарии в Кнеже.

---

* Общая посевная площадь под пшеницей в Польше достигла к 1933 г. 1 700 000 га.

Здесь выведен ряд урожайных и ржавчиноустойчивых сортов селекционером Чолаковым.

Кроме того, значительная работа по селекции твердых пшениц ведется селекционером Антоновым в юго-восточной Болгарии на станции в Чирпане. Сравнительно небольшая селекционная работа ведется также при Софийском университете профессором Ивановым. Здесь же проводятся исследования по испытанию мукомольно-хлебопекарных особенностей пшениц Болгарии.

Результаты селекционных работ по пшенице печатаются главным образом в журнале «Свѣдѣния по Земледѣлието», издающемся Министерством торговли и земледелия в Софии.*

Общая посевная площадь под пшеницей здесь к 1933 г. дошла до 1 235 500 га ([18]).

Румыния. Под пшеницей здесь занято было в 1933 г. 3 117 000 га ([19]). Организация научной селекции в этой стране относится к 1900 г., когда Мунтеану (V. C. Munteanu), бывший в то время директором и профессором Центральной сельскохозяйственной школы в Герастрау, начал при этой школе селекцию пшеницы путем индивидуального отбора среди местных сортов. В 1911 г. начинается селекция пшеницы в государственном имении в Спанцов под руководством Ионеску-Зизешти (Ionescu-Sisesti) с применением гибридизации скверхедов с местными сортами. Таким образом выведены сорта скороспелые, устойчивые к ржавчине, полеганию (например, от скрещивания сортов Balan Laza × Squarehead Hohenheim). В 1913 г. начинает селекцию пшеницы Санду-Алдеа (Sandu-Aldea) в Герастрау, применяя как метод индивидуального отбора, так и скрещивание. В том же году основывается Национальное сельскохозяйственное общество, поставившее себе целью улучшение сортов хлебных злаков. Оно приглашает для консультации знаменитого шведского селекционера Нильссона-Эле, разработавшего для Румынии программу селекции пшеницы. Основные пункты этой программы следующие:

1) изучение местных и иностранных сортов пшеницы;

2) селекция методом индивидуального отбора среди местных популяций пшеницы;

3) скрещивание местных сортов пшениц между собой;

4) селекция методом индивидуального отбора среди иноземных сортов пшеницы;

5) скрещивание румынских сортов пшеницы с лучшими заграничными селекционными сортами.

Местные сорта румынских пшениц, как это было установлено Нильссоном-Эле, сравнительно однообразны и представлены преимущественно

---

* Сведения о селекции в Болгарии нам любезно сообщены д-ром Донче Костовым.

типичными озимыми остистыми банатками, склонными к полеганию и поражению ржавчиной.

Программа селекции пшеницы, намеченная Нильссоном-Эле, стала осуществляться селекционерами Бастаки и Асбиовици.

В настоящее время селекция пшеницы в Румынии ведется как частными селекционерами, так и государственными станциями. Из частных фирм укажем Саманта (Ченад), Тиганешти (Лифов), Одвош (Арад), Фельдиора (Брашов), Бод (Брашов). Хозяйство Тиганешти и Бод ведут селекцию с применением не только индивидуального отбора, но также скрещивания. Последнее в меньшем масштабе практикуется и другими семенными хозяйствами.

В последнее время основаны три института селекции в Валахии, Семиградии и в Молдавии. Эти три селекционных учреждения оборудованы по образцу современных европейских научных учреждений. Дополнительно к ним организован специальный институт по изучению мукомольно-хлебопекарных свойств сортов.

Венгрия. Площадь, занятая под пшеницей в Венгрии, доходит до 1 600 000 га ([20]). До 1909 г. селекция пшеницы в Венгрии проводилась частными фирмами, главным образом при помощи массового и реже индивидуального отбора. В этом году основывается Государственный селекционный институт Мадьяровар, руководителем которого назначается д-р Э. Грабнер, с именем которого связано начало научной селекции пшеницы в Венгрии. Из частных фирм особенной известностью пользуется Элемир Шекоин, сорта которой до сих пор пользуются широким распространением по всей Венгрии.

Венгрия возделывает главным образом озимую пшеницу, представленную преимущественно остистыми формами типа банаток и Тейской пшеницей.

Популяции, которыми представлены эти местные сорта, отличаются зимостойкостью, засухоустойчивостью, хорошими качествами зерна. Отрицательными признаками их является сравнительная полегаемость, малая продуктивность по сравнению с западноевропейскими безостыми пшеницами и поражаемость бурой ржавчиной. Эти сорта представлены главным образом разновидностями var. *erythrospermum* и реже var. *ferrugineum*. Из безостых сортов в Венгрии в особенности распространены пшеницы Diozzeger и Somogyer, отличающиеся большей продуктивностью, но сравнительно низким качеством зерна. Селекционный институт в Мадьяроваре является центральным руководящим селекционным учреждением, находящимся в системе Министерства земледелия. В последние годы им широко применяется гибридизация для улучшения местных сортов пшеницы. Для изучения мукомольно-хлебопекарных свойств создана специальная лаборатория, возглавляемая д-ром Хонкоши.

Испания. Площадь под пшеницей в Испании достигает $4^1/_2$ млн га ([21]). Несмотря на всю значимость этой культуры, она представлена главным образом местными сортами, нередко представляющими собой сложные популяции. В 1927 г. при исследовании пшеницы Испании нам пришлось собрать огромное разнообразие форм, превышающее 150 ботанических разновидностей. Столь исключительное разнообразие связано как с древностью культуры в этой стране, с близостью ее к очагам видообразования 28-хромосомных видов, так и с исключительным разнообразием условий. При этом в Испании возделываются в значительном количестве как мягкие пшеницы, так и твердые и английские (*T. turgidum*). В горах Астурии в значительном количестве возделывается еще настоящая полба; баски в Пиренеях до сих пор возделывают в значительном количестве эммеры; в Ла Манча можно до сих пор наблюдать еще тысячи га однозернянки, используемой главным образом на откорм свиней. Особенно богаты разнообразием испанские твердые и английские пшеницы; последние преимущественно приурочены к увлажненным районам. В особенности ими богата соседняя Португалия.

Твердые и английские пшеницы представлены продуктивными крупноколосыми формами с крупным зерном. По исследованиям в СССР, эти формы отличаются большой устойчивостью к бурой и желтой ржавчине.

В начале XIX в. пшеницы Испании были самым детальным образом ботанически исследованы ботаником Ла Гаска, прекрасный гербарий пшениц которого до сих пор хранится в Мадридском ботаническом саду. В нем можно видеть по заметкам самого Ла Гаска, что он уже в то время превосходно разбирался в детальных расовых отличиях в пределах ботанических разновидностей.

Селекционная работа с пшеницей в очень скромном размере ведется немногими частными фирмами, а также при опытной сельскохозяйственной станции около Мадрида и в Вальядолиде.

Описание современных сортов пшеницы, возделываемых в Испании, дано в книге Ацци «Le climat du blé le monde» (Rome, 1930).

Португалия. Селекционная работа ведется здесь опытной станцией около Лиссабона (Estaçao de ensaio de sementes e melhoramento das plantas) в Белеме. Главным образом применяется метод индивидуального отбора. Местные пшеницы чрезвычайно разнообразны в соответствии с разнообразием условий. Здесь возделывается *T. durum*, *T. vulgare*, *T. turgidum* и *T. polonicum*. Особенно разнообразны формы *T. turgidum* и *T. durum*. По числу разновидностей *T. turgidum mediterraneum* Португалия, вероятно, занимает одно из первых мест.

Голландия. Общая площадь под культурой пшеницы здесь невелика, всего около 60 000 га ([22]). Селекционная работа с пшеницей сосредоточена в Институте селекции растений в Вагенингене. Наиболее крупное

достижение голландской селекции пшеницы — сорт Королева Вильгельмина, полученный в результате скрещивания английского скверхеда с местной голландской мягкой озимой пшеницей. Создание этого сорта связано с именем голландского селекционера Брокема. Этот сорт, выведенный в начале этого столетия, за последние 20 лет не превзойден по урожайности и по другим положительным качествам новыми сортами.

Бельгия. Селекция пшеницы здесь сосредоточена в Жемблу на селекционной станции, основанной в 1913 г., и руководится Журне и Латуверсом, автором одного из лучших руководств по селекции растений.

Селекция ведется путем отбора среди местных пшениц и путем гибридизации. Главным образом работа идет с озимой мягкой пшеницей и с настоящей полбой (*T. spelta*). Получены гибриды полбы и мягкой пшеницы, более устойчивые к зиме, чем пшеница, и с лучшим качеством зерна.

Основные направления селекции: продуктивность, скороспелость, устойчивость к полеганию, к низким температурам, ржавчине и головне, а также создание сортов, пригодных для песчаных почв и не прорастающих на корню.

Незначительная работа ведется также с яровой пшеницей.

Швеция. История европейской селекции последних десятилетий связана с именем Свалёфской шведской селекционной станции, которой принадлежат наиболее оригинальные углубленные методологические исследования, в то же время давшие результаты большого практического значения. Свалёф, расположенный в южной Швеции в центре пшеничной культуры, по праву считается Меккой научной селекции. В течение 50 лет Свалёф ведет планомерную научную селекцию, непрерывно совершенствуя методы и вовлекая новые объекты в работу. Пятидесятилетняя история селекции Свалёфа прекрасно документирована и связана с именами наиболее компетентных селекционеров последних десятилетий. Напомним Неергарда, механизировавшего селекцию путем изобретения многих приборов, необходимых для цифровой оценки сортов. Следующий директор Свалёфской станции Нильсен вводит метод индивидуального отбора, применявшийся Луи Вильмореном во Франции в первой половине XIX в. Ряд сортов, выведенных Свалёфом методом индивидуального отбора, как например овес Победа, не превзойден пока мировой селекцией.

Особый интерес работы Свалёфской станции приобретают начиная с перехода селекции пшеницы к генетику Нильссону-Эле. На основе менделизма Нильссон-Эле приступает к широкой планомерной научной гибридизации. Особенностью Свалёфа является соединение углубленной теоретической работы в области генетики с одновременным выполнением больших практических селекционных задач. Характерным для селекционной работы как в Швеции, так и отчасти в Англии является увязка

с генетикой. И в той и в другой стране селекционеры являются в то же время и крупными генетиками. Нильссону-Эле принадлежит разработка принципа полимерии, ныне поставленного в основу практической селекции. Лучшие оригинальные работы по методике селекции пшеницы по таким признакам, как зимостойкость, болезнеустойчивость, продуктивность, принадлежит Нильссону-Эле. Им создан один из лучших международных генетических журналов «Hereditas». В то же время им выведены превосходные сорта для южной Швеции: Extra Squarehead T (1909), Soleil (1911); для центральной Швеции Caniche (1910); для северной Швеции Thule и 0801.

В результате 30-летней работы Нильссону-Эле удалось путем повторных скрещиваний соединить холодостойкость с высоким урожаем, заимствовав урожайность главным образом от английских сортов. Новые сорта превосходят на 40—50% старые местные формы пшениц. Так же как и в Германии, по подсчетам Нильссона-Эле, повышение урожайности пшеницы в Швеции с 1881 г. до 1925 г. на 60%, приблизительно на $^{1}/_{3}$ определяется новыми селекционными сортами.

После того как Биффен в Англии доказал возможность соединения высокой урожайности с хорошим качеством, создав сорт Yeoman II, вымерзающий в условиях Швеции, Свалёф поставил перед собой задачу повышения качества шведских пшениц, используя для этой цели новые английские и другие сорта.

В настоящее время работа по селекции пшеницы в Свалёфе ведется под руководством д-ра Окермана (Åkerman). Помимо селекции на качество, большое внимание Свалёфом в настоящее время уделяется созданию ранних урожайных сортов для новых северных районов культуры пшеницы.

Кроме Свалёфской станции и ее северных филиалов, селекцию на юге Швеции ведет фирма Вейбул, к научному руководству которой привлекались такие генетики, как Каянус, автор первой сводки по генетике пшеницы, и Гериберт-Нильсон.

Основное направление шведской селекции — устойчивость к ржавчине, к полеганию и зимостойкость, а в последнее время — селекция на качество зерна и на скороспелость в связи с расширением культуры пшеницы и продвижением ее на север.

Финляндия. За последние три десятилетия посевная площадь под пшеницей в Финляндии возросла в 8 раз ([23]). Вместо 3—4 млн кг пшеницы в начале этого столетия, ныне она производит в среднем не менее 24 млн кг.

Селекция пшеницы в Финляндии ведется в Таммисто (д-р Sauli) на селекционной станции и на Центральной сельскохозяйственной станции (д-р A. Pesola). Главная масса пшеницы в этой стране представлена озимыми формами. Возделываются исключительно мягкие пшеницы. Ряд

местных и селекционных сортов Финляндии представляет интерес для наших северных районов, например из яровых — сорта Tammi 02 и Ruskea, отличающиеся большой скороспелостью, продуктивностью и особенно пригодные для увлажненных условий.

Селекция ведется как путем индивидуального отбора среди старых местных сортов, так и путем гибридизации, в особенности со шведскими сортами.

Основные направления селекции озимых пшениц: продуктивность, зимостойкость, скороспелость, неполегание и устойчивость к ржавчине. Наиболее ценным сортом озимой пшеницы для Финляндии считается Sampo, полученный от скрещивания свалёфской Thule II с финским местным сортом, и другие сорта от этих скрещиваний — R 023, R 033, а также ряд чистых линий, выведенных из местных сортов. Работа по селекции на зимостойкость особенно широко поставлена в последнее время (отчет д-ра Пезола за 1934 г.).

Из яровых сортов пшеницы, полученных путем гибридизации канадского Маркиза, Прелюд, ранних местных сортов, финского сорта Hankkija, шведской Extra Kolben и озимых пшениц, особенно ценится сорт Sopu, отличающийся продуктивностью и сравнительной скороспелостью и неполегаемостью, а также ряд новых сортов: R 014, R 031, R 032, устойчивых к желтой ржавчине. Австралийский сорт Аврора и в Финляндии, как у нас на севере, оказался одним из лучших, выделяясь урожайностью. Яровые сорта Sopu и Touko отличаются хорошими хлебопекарными свойствами, они получены путем скрещивания местного сорта Hankkija с канадским Маркизом. Начаты скрещивания исходных яровых форм с особенно продуктивными озимыми сортами (шведский Thule II и др.) с целью повышения продуктивности. Положительной стороной работы финских станций является хорошо поставленная отчетность (Pesola, 1932, 1934). Работы этих станций особенно интересны в связи с проблемой продвижения пшениц на север.

СЕЛЕКЦИЯ ПШЕНИЦЫ В СССР

Научная селекция пшеницы в нашей стране началась по инициативе Д. Л. Рудзинского в 1902 г. в Сельскохозяйственной академии имени Тимирязева (в то время Сельскохозяйственном институте) при кафедре Общего земледелия, руководимой проф. В. Р. Вильямсом. Несмотря на исключительно скромный масштаб как в смысле штата, так и территории, Д. Л. Рудзинским выведены путем индивидуального отбора из венгерских и польских пшениц превосходные сорта озимой пшеницы, как 2411, 2453, А27, 2460, до сих пор являющиеся лучшими советскими сортами для нечерноземной полосы.

С 1908 г. при Бюро прикладной ботаники Ученого комитета Министерства земледелия развертываются работы по ботаническому изучению наших пшениц под руководством Р. Э. Регеля и К. А. Фляксбергера. Это маленькое учреждение, на основе которого позднее возник Всесоюзный институт растениеводства, ввело впервые в селекцию ботанические принципы и организовало в нашей стране систематико-географическое изучение пшеницы.

Исследование родового потенциала пшеницы в последние десятилетия привело к установлению в пределах Старого Света областей развернутого первичного видо- и формообразовательного процесса. В течение 1924—1933 гг. Институтом растениеводства проведено планомерное исследование основных стран, возделывающих пшеницу, в том числе не изученных до того времени древних стран земледелия, как Иран, Афганистан, Турция, Абиссиния, Сирия, Палестина и др. В результате собран колоссальный оригинальный сортовой материал в количестве 31 000 образцов, подвергнутый подробному ботанико-агрономическому исследованию. Открыто большое число новых видов пшеницы, огромное число новых разновидностей; вскрыты новые сортовые признаки. Эти исследования впервые дали ботанико-географическую основу для селекции пшеницы, установив области концентрации видов, разновидностей и генов. Тем самым впервые научно обоснована проблема исходного материала в селекции пшеницы.

Одновременно Институтом растениеводства развернуто планомерное всестороннее изучение мирового ассортимента пшеницы с привлечением методов физиологии, биохимии, генетики и технологии.

Первая серия географических опытов, проведенная в 1923—1928 гг., дала возможность установить географические правильности в изменении химического состава пшеницы, изменении вегетационного периода, поведении различных «систематических» признаков.

С 1924 г. организовано В с е с о ю з н о е г о с у д а р с т в е н н о е с о р т о и с п ы т а н и е лучших советских и иностранных селекционных сортов, выросшее впоследствии в огромную организацию, охватывающую всю страну, с сетью сортоиспытательных участков. Окончательная оценка сортов производится с учетом всех важнейших хозяйственных элементов, включая иммунитет к заболеваниям, химический состав, хлебопекарные и мукомольные качества, пригодность к механизированной уборке и т. д. На основе многолетних результатов Государственного сортоиспытания проводится планомерная сортосмена пшеницы. Результаты работы Государственной сети по пшенице опубликованы в ряде монографий. Для целей апробации опубликованы специальные детальные описания всех испытываемых советских и иностранных сортов. В последнее время опубликованы также детальные карты по распространению отдельных сор-

тов, составленные точечным способом (Районирование сортов зерновых культур, 1935).

В 1909 г. основывается Харьковская селекционная станция, развернувшая впоследствии большую селекционную работу как с озимыми, так и яровыми пшеницами (В. Я. Юрьев) вначале методом индивидуального отбора, а позже с применением гибризидации. Ею выведены озимые сорта Эритроспермум 0917, Ферругинеум 01239, Альбидум 0676, Мильтурум 120. Сорт 13/676 обладает значительной зимостойкостью и одновременно отзывчив на удобрение. Харьковской же станцией выведены сорта яровой пшеницы 11/502, 12/50, сравнительно устойчивые к повреждению гессенской мухой. По яровой пшенице развернуты обширные работы с применением междувидовой гибризидации.

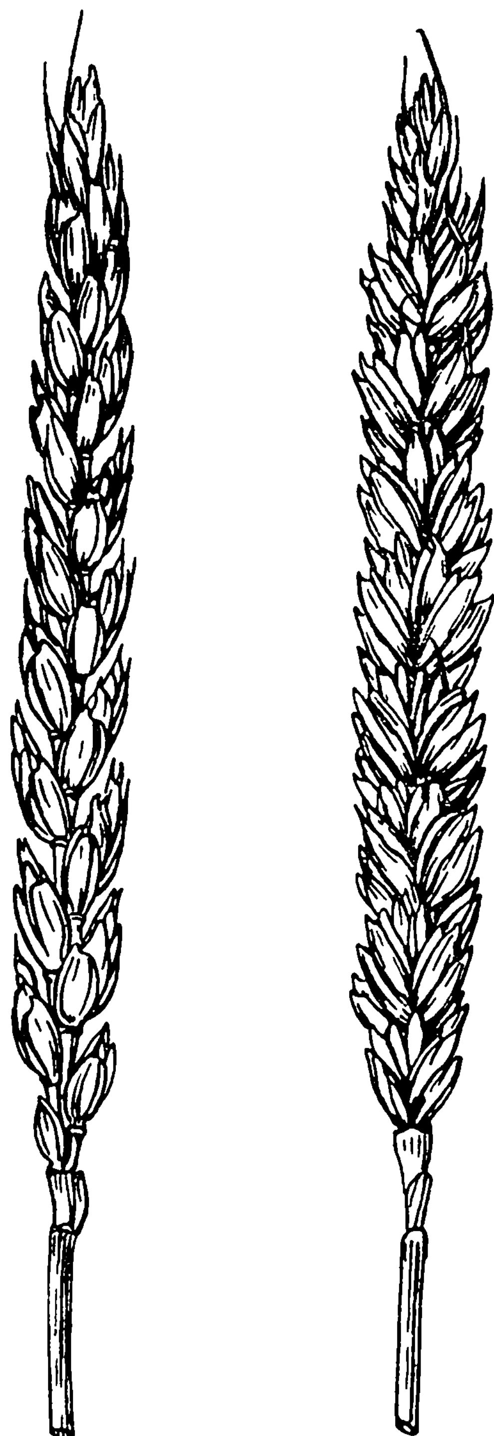


Рис. 35. Канадский сорт Маркиз. Рис. М. П. Лобановой.

В 1910 г. основывается Саратовская селекционная станция, широко развернувшая работу по яровой пшенице, а позже также и по озимой пшенице. Первые отчеты по пшенице этой станции, дающие оценку исходного местного и иноземного материала, а также посвященные методике селекции, до сих пор не потеряли своего интереса.

В особенности широкий масштаб принимают работы селекционной станции в Саратове в последнее десятилетие под руководством профессора Г. К. Мейстера. Путем индивидуального отбора станцией выведен ряд ценных сортов яровой пшеницы, как Лютесценс 062, Эритроспермум 0341, ряд твердых пшениц (например, Гордеиформе 0432), ряд озимых пшениц, из которых 0329 и 1060/10 (обе Лютесценс) являются одними из наиболее зимостойких советских пшениц. Ценный сорт представляет также Гостианум 0237.

В последнее десятилетие работа Саратовской станции сосредоточилась преимущественно на междувидовой и междуродовой гибридизации, результаты которой изложены в главе о междувидовой гибридизации. Из наиболее крупных практических достижений станции отметим безостый гибрид твердой и мягкой пшеницы Саррубра, полученный от скрещивания Полтавки и Белотурки. Этот гибрид уже ныне занимает сотни тысяч гектаров в культуре и является наиболее крупным практическим достижением в мировой междувидовой гибридизации пшеницы.

Нельзя не отметить чрезвычайно ценных исследований по физиологии сортов пшеницы, в особенности в отношении засухоустойчивости и зимостойкости, проведенных станцией (В. Р. Заленский, А. А. Рихтер и др.).

Отметим далее крупные работы Одесской селекционной станции, ныне Генетико-селекционного института. Этой станцией под руководством А. А. Сапегина выведены путем индивидуального отбора из местных сортов и венгерских банаток озимые пшеницы (Кооператорка, Степнячка, Земка). Отличаясь большой засухоустойчивостью, высоким качеством зерна, продуктивностью, эти пшеницы, к сожалению, оказались недостаточно зимостойкими, особенно две последние. Здесь же начата широкая междувидовая гибридизация твердой и мягкой пшеницы на основе современных методов цитогенетики.

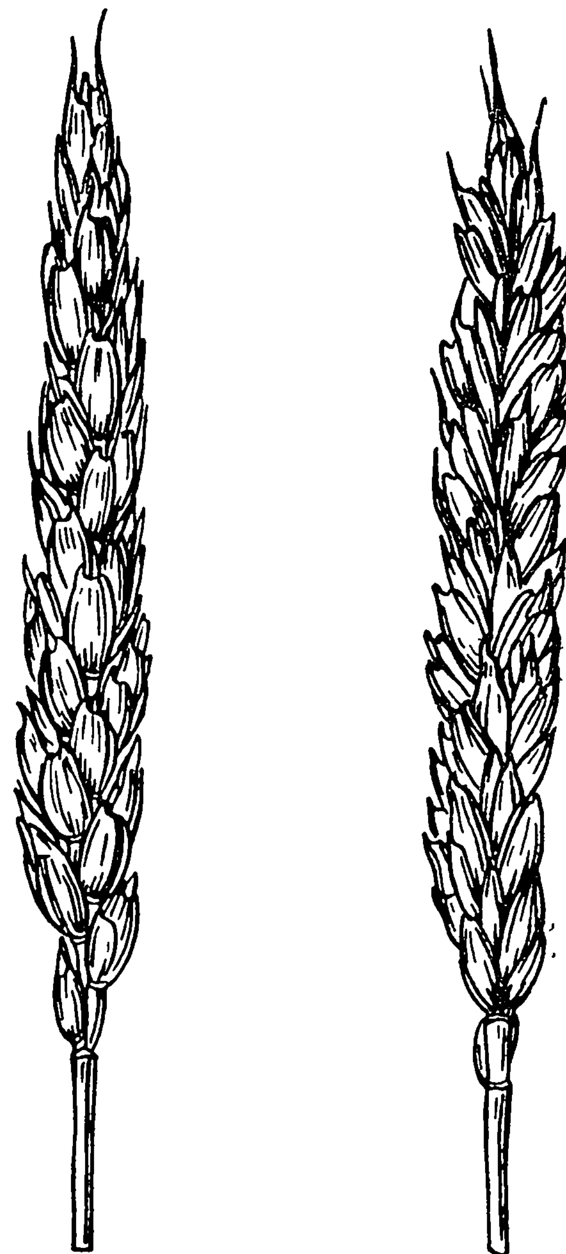


Рис. 36. Саррубра — безостый гибрид твердой и мягкой пшениц, выведенный Саратовской селекционной станцией.
Рис. М. П. Лобановой.

В целях практической селекции гибридизация проводилась в исключительно большом масштабе с доведением F_2 и F_3 до нескольких сот тысяч растений.

Для оценки сортов в отношении зимостойкости и засухоустойчивости привлечены современные методы физиологии с установкой холодильников, засушников. Здесь же развернута интересная работа по селекции на иммунитет к шведской и гессенской мухам и к ржавчине.

В методологическом отношении работы Одесской станции являются выдающимися в советской селекции пшениц.

В настоящее время Генетико-селекционный институт в Одессе ведет большую оригинальную работу по разработке метода яровизации пшеницы и применению его для скрещивания (Т. Д. Лысенко). Эти исследования представляют исключительный интерес, открывая новые горизонты перед селекцией пшеницы, в особенности в смысле использования учения о стадийности для подбора исходных родительских форм.

Из украинских учреждений отметим работу Мироновской станции Сахаротреста, выведшей озимую пшеницу Украинку из венгерской Банатки (селекция И. М. Еремеева). Этот сорт ныне получил широкое распространение в районах южной Украины и Северного Кавказа. Вероятно, не менее половины всей озимой пшеницы в СССР представлено.

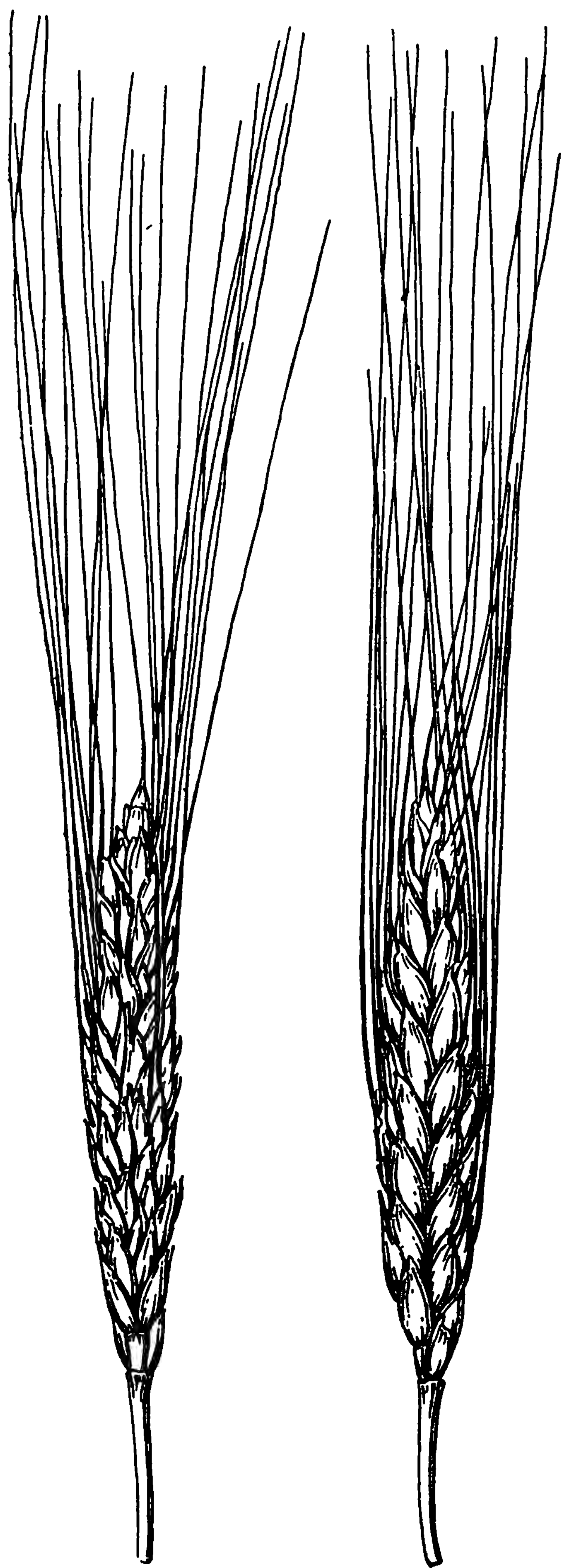


Рис. 37. Твердая пшеницы Гордеиформе 010, выведенная Днепропетровской станцией.

ныне Украинкой, отличающейся большой продуктивностью, хорошими мукомольно-хлебопекарными качествами и сравнительной универсальностью.

Ивановской станцией (Харьковская область) выведен зимостойкий сорт Дюрабль (Эритроспермум 0348), ныне занимающий значительные территории как на Украине, так и в нечерноземной полосе европейской части Советского Союза. Он выведен из венгерской Банатки путем индивидуального отбора и отличается исключительной универсальностью, доходя в культуре на севере до Ленинградской области.

Отметим также ряд сортов озимой пшеницы, выведенных станциями Сахаротреста: 0351 Верхнячской станцией, 7, 11 Весело-Подолянской станцией, 2537—64 Немерчанской станцией.

Днепропетровской станцией (В. В. Таланов) выведены твердые пшеницы Гордеиформе 010 и Меланопус 037.

Крымской станцией (Симферополь) из местной озимой пшеницы Крымки путем индивидуального отбора выведена Новокрымка, отличающаяся засухоустойчивостью, скороспелостью и хорошим качеством зерна. По данным сортоиспытания, этот сорт может идти также и в степных районах Украины.

На Северном Кавказе значительная работа по селекции проведена Кубанской станцией (б. Круглик) и Ставропольской станцией. Кубанской станцией выведен урожайный сорт твердой пшеницы Гордеиформе 027 и продуктивные озимые сорта Седоуска 0392 и 0393. Особенно интересны новые озимые сорта, устойчивые к бурой ржавчине, ныне размножаемые станцией. Ставропольской станцией выведены путем индивидуального отбора озимые пшеницы 455 и 622, а кроме того, ряд яровых твердых и мягких пшениц.

Из Волжских селекционных учреждений, кроме выше рассмотренной Саратовской селекционной станции, значительную селекционную работу ведут также Краснокутская, Безенчукская и Казанская станции.

Краснокутской и Безенчукской станциями выведены индивидуальным отбором из местных сортов превосходные засухоустойчивые яровые мягкие и твердые пшеницы (Эритроспермум 0841, Грекум 01774 — тип Хивинки, Гордеиформе 0189 и универсальный Меланопус 069). Безенчукской станцией развернута значительная гибридизационная работа с целью получения зимостойкой озимой пшеницы.

Верхневолжской (Казанской) станцией выведен путем отбора сорт озимой пшеницы 16 (Эритроспермум), отличающийся в своем районе засухоустойчивостью и зимостойкостью.

Симбилеевской станцией (Горьковского края), организованной в 1921 г., выведены путем индивидуального отбора озимые зимостойкие сорта пшеницы 146 и 134 с хорошими хлебопекарными качествами.

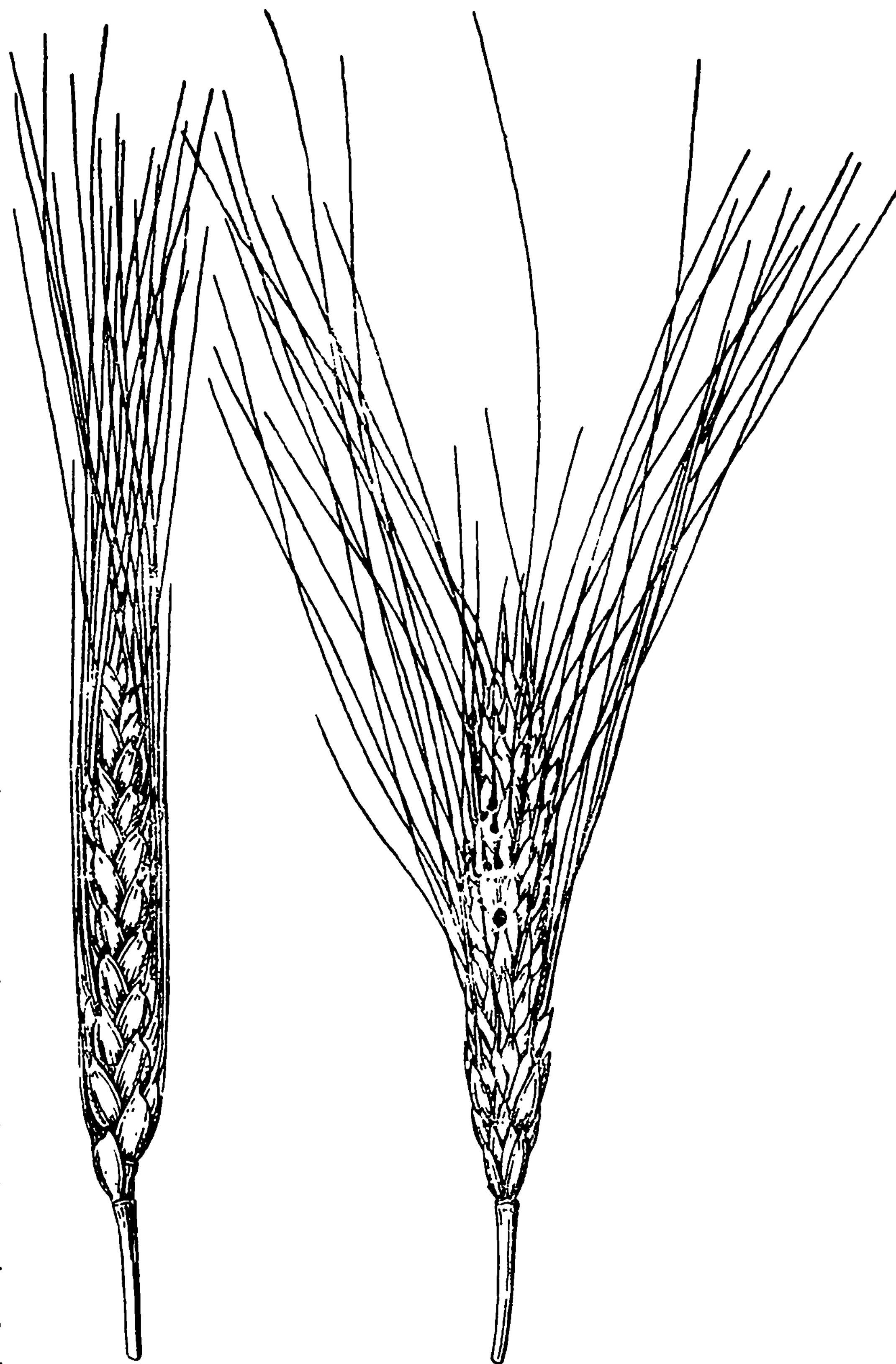


Рис. 38. Твердая пшеница Меланопус 069, выведенная Краснокутской селекционной станцией. Рис. М. П. Лобановой.

Кировской (б. Вятской) селекционной станцией (Н. В. Рудницкий) путем индивидуального отбора выведены сорта яровой (26, 32) и озимой (4, 5) пшеницы. Как показали данные Государственного сортоиспытания, эти сорта представляют значительный интерес для нечерноземной полосы.

Шатиловской станцией выведена (П. И. Лисицын) озимая пшеница 0409 и в последнее время развернута значительная гибридизационная работа по скрещиванию твердых пшениц с эммерами и других сочетаний для выведения сортов, устойчивых к поражению шведской мухой.

Детскосельской станцией Института растениеводства (В. Е. Писарев) выведен путем гибридизации скороспелый сорт яровой пшеницы Новинка (В. Е. Писарев), для получения которого были использованы канадские сорта. В испытании в настоящее время находится ряд ценных гибридов яровой пшеницы. Эта же станция ведет в последние годы широкую селекцию озимой пшеницы.

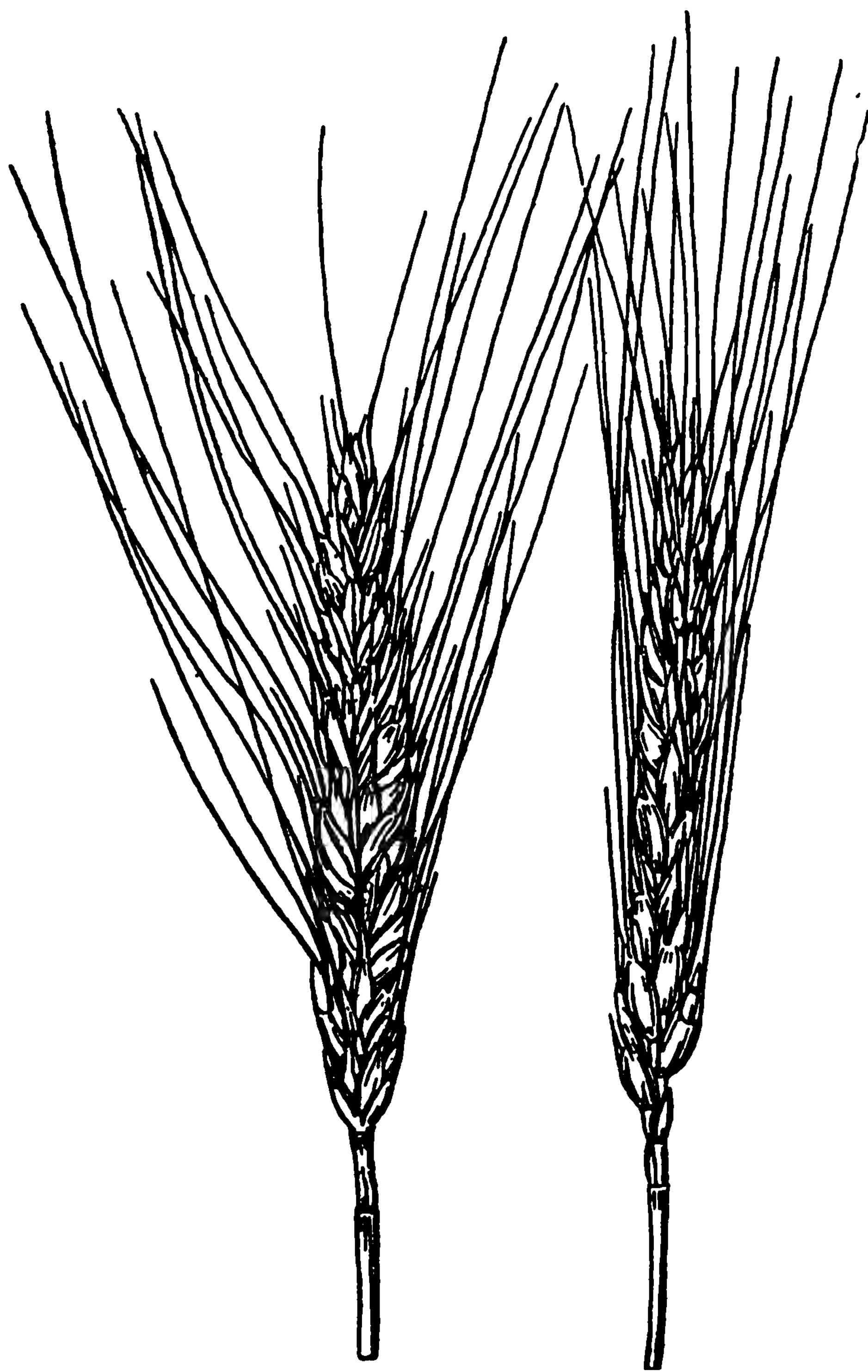


Рис. 39. Яровая пшеница Цезиум 0111 — один из лучших яровых сортов, выведенный Омской сельскохозяйственной станцией. Рис. М. П. Лобановой.

В Сибири отметим особенно работы Омской, Красноярской и Тулунской станций.

Омская станция, открытая в 1912 г., начала по инициативе Н. Л. Скалозубова большую селекционную работу с яровыми пшеницами. Дальнейшими работами станции (В. В. Таланов) выведены превосходные сорта яровой пшеницы, как универсальный Цезиум 0111, ныне занимающий миллионы гектаров, Мильтирум 0321. Эти сорта выведены путем индивидуального отбора из местных и инорайонных пшениц, подробно исследованных Терновским.

Ныне здесь развернулись исключительно интересные работы по гибризидации пшеницы с пыреем (Н. В. Цицин), поддробно изложенные выше.

Большие селекционные работы проведены с яровой пшеницей Тулунской станцией в Восточной Сибири под руководством В. Е. Писарева. Эта станция уже с 1915 г. начала широко применять внутривидовую гибридизацию. На основе выведенных ею гибридов в дальнейшем развернулась работа селекционной станции в Детском Селе.

Исследование местных сортов пшеницы, проведенное Тулунской станцией, представляет собой один из лучших примеров всестороннего детального изучения местных сортов. Путем индивидуального отбора станцией выведен из местных восточносибирских старых пшениц сорт

Балаганка, или Тулун 81/4, отличающийся устойчивостью к весенним засухам, обычным для ряда районов Восточной Сибири.

Красноярской станцией в Восточной Сибири выведен ряд скороспелых сортов яровой пшеницы, в том числе Леда.

Амурской станцией около Благовещенска (В. А. Золотницкий) выведен ряд ценных чистых линий яровой пшеницы. Из сортов, пригодных для Дальнего Востока, особенно выделился Штрубе, немецкой селекции, интересный своей устойчивостью к грибным заболеваниям.

Наконец, отметим для Средней Азии результаты селекции Красноводопадской станции около Ташкента (А. К. Гольбек), из местных популяций отобравшей ряд исключительно продуктивных и засухоустойчивых сортов мягкой пшеницы для богарных условий. Подробное исследование пшениц Средней Азии и Казахстана было проведено В. К. Кобелевым.

Поставленная в условия континентального сурового климата, советская практическая селекция, естественно, направила свое внимание на такие признаки, как засухоустойчивость, зимостойкость, скороспелость, а в последнее время — на качество зерна и иммунитет к заболеваниям. Большая часть выведенных сортов получена путем индивидуального отбора из местных или из инорайонных популяций. Многие из наших лучших озимых сортов выведены из венгерских и польских зимостойких пшениц. Так, венгерская Банатка дала начало нашим лучшим сортам, как Украинка, Московская 02411, Дюрабль, Степнячка и др. Банатки в свое время были вывезены из Венгрии и получили широкое распространение по всей Украине и за ее пределами. Польская Сандомирка послужила исходной популяцией для выведения рекордного по зимостойкости сорта Лютесценс 0329 Саратовской станции. Яровые сорта мягкой и твердой пшениц выведены также преимущественно из местных популяций.

Только в последнее десятилетие большое внимание уделяется скрещиванию. В отношении применения отдаленной гибридизации советская селекция пшеницы и по масштабу и по оригинальности подхода уже выделяется среди других стран. Несмотря на кратковременность селекционной работы, советская селекция несомненно имеет крупные достижения как по яровой, так и озимой пшенице, на основе которых в ближайшие годы должна произойти полная смена рядового семенного материала новыми селекционными сортами.

Задачи советской селекции достаточно обрисованы в главе о сортовом идеале пшеницы. Несомненно, в будущем советская селекция должна пойти главным образом по линии гибридизации как в пределах видов, так и путем сочетаний разных видов и родов.

Особенное внимание придется уделить селекции на иммунитет, зимостойкость, засухоустойчивость, неосыпаемость зерна и пригодность к механизированной уборке, а также на мукомольно-хлебопекарные качества.

ЗАДАЧИ БУДУЩЕЙ СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ

Из всего вышеизложенного ясно намечаются огромные задачи, стоящие перед советской и мировой селекцией. Научная селекция пшеницы только начинается: в сущности она охватывает промежуток не более 30 лет. Мы только теперь знаем более или менее исчерпывающе основной исходный видовой и сортовой состав мирового потенциала пшеницы и овладели им. Открыто разнообразие видов и форм 28-хромосомных пшениц, неизвестных научной селекции прошлого.

Учение о стадийности вскрывает новые возможности в использовании мировых сортовых ресурсов пшеницы. Физиология приступает к планомерной оценке мирового ассортимента пшениц по зимостойкости и засухоустойчивости. Биохимик подходит углубленно к анализу составных частей белка пшеницы. Генетическая природа признаков для большинства видов совершенно не разработана. Огромный видовой и сортовой потенциал пока еще слабо использован для практической селекции. Учение о подборе пар только еще начинает оформляться в конкретную теорию. На очереди проведение планомерных циклических скрещиваний с учетом решения практических задач по сочетанию важнейших свойств, интересующих селекционера, по выяснению наиболее перспективных сочетаний. Исключительно заманчивой, хотя и трудной, становится область отдаленной гибридизации, ведущей к радикальной переделке пшеничного растения.

Научная селекция должна найти пути создания в кратчайшее время необходимых форм, сочетающих в сорте максимальное число ценных признаков для различных условий.

Чтобы подойти к этим широким задачам, нужна сильная конкретная теория, нужна комплексная работа селекционера с генетиком, физиологом, химиком, технологом, фитопатологом и энтомологом.



ВЫБОРОЧНАЯ БИБЛИОГРАФИЯ ОСНОВНОЙ МИРОВОЙ ЛИТЕРАТУРЫ ПО СЕЛЕКЦИИ И ГЕНЕТИКЕ ПШЕНИЦЫ

Литература по селекции и генетике пшеницы, переплетаясь с литературой по культуре пшеницы вообще, весьма обширна и определяется тысячами названий. Помимо большого числа книг, она главным образом сосредоточена в следующих периодических изданиях:

«Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции» и «Приложения» к ним, 1908—1935, тома 1—27 (1908—1931), и дальше отдельные серии «Трудов». Л., Всесоюзный институт растениеводства.

Annales Agronomiques. 1912—1934. (До 1931 г. выходил под названием «Annales de la Science Agronomique Française et Etrangère»). Institut des Recherches Agronomiques, Paris.

Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de Plantes. 1927—1931. Versailles.

Canadian Journal of Research. 1929—1934. National Research Council of Canada, Ottawa.

Der Züchter. Zeitschrift für theoretische und angewandte Genetik. 1929—1934. Verlag Julius Springer, Berlin.

Journal of Agricultural Research. 1913—1934. U. S. Department of Agriculture, Washington.

Kühn-Archiv. Arbeiten aus dem Landwirtschaftlichen Institut der Universität Halle. 1911—1934. Verlag Paul Parey, Berlin.

Scientific Agriculture. 1921—1934. Canadian Society of Technical Agriculturists, Ottawa.

Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1909—1934. Verlag Gebr. Borntraeger, Leipzig.

Zeitschrift für Züchtung, Reihe A. Pflanzenzüchtung. 1913—1934. (До 1930 г. выходил под названием «Zeitschrift für Pflanzenzüchtung). Verlag Paul Parey, Berlin.

Библиография по пшенице

Библиография мировой литературы по генетике и селекции пшеницы. 1935. Сост. Г. В. Гейнц, А. А. Виндельбандт и В. И. Гераковой. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. V-A, № 1, стр. 1—135.

Ценность ее заключается в довольно полном охвате литературы за последние годы и в дробной классификации журнальных статей. В настоящее время в предметном систематическом каталоге библиотеки ВИР регулярно регистрируется вся новая журнальная и книжная литература по пшенице.

Филипченко Ю. А. 1934. Генетика мягких пшениц. Издание посмертное, законченное Т. К. Лепиным. Сельколхозгиз, М.—Л., 262 стр.

Здесь приведена обстоятельная библиография по генетике пшеницы.

Boeuf F. 1932. Le Blé de Tunisie (Annales du Service Botanique de Tunisie, Tunis), t. 8, стр. 4—454.

В этой работе дана библиография по пшенице вообще и в особенности по селекции.

Kajanus B. 1923. Genetische Untersuchungen an Weizen. Bibliotheca Genetica, Bd. 5, Leipzig, стр. 1—187.

В этой книге дана библиография литературы по генетике пшеницы по 1922 г.

Matsuura H. 1933. A bibliographical monograph on Plant Genetics (genic analysis), 1900—1929. 2-d edition revised and enlarged. Hokkaido Imperial University, Sapporo, XX + 787 стр.

Здесь дан довольно обстоятельный реферат мировой литературы по генетике пшеницы с приведением довольно хорошо составленного списка литературы.

Percival John. 1921. The Wheat Plant. A monograph. Duckworth & Co, London, X + 463 стр.

Здесь в конце книги дана обстоятельная библиография важнейшей мировой литературы по пшенице.

Schindler F. 1923. Handbuch des Getreidebaues. 3. Aufl., Paul Parey, Berlin, XVI + 530 стр.

В конце главы по пшенице дана хорошо подобранная библиография.

Wheat Breeding Bibliography. 1930. Imperial Bureau of Genetics. Pt. I—2 + Addenda. Cambridge, 59 + 9 стр. Напечатано на ротаторе.

Здесь дана библиография важнейших работ, главным образом за период 1925—1930 гг., отчасти также более старых лет.

Издания, в которых особенно обстоятельно реферируется литература по селекции и генетике пшениц

Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.

Отдел рефератов, 1913—1934. ВИР, Л. С 1922 г. издается специальная реферативная серия «Трудов».

Botanisches Centralblatt. Referierendes Organ für das Gesamtgebiet der Botanik. 1880—1935. Verlag Gustav Fischer, Jena.

Deutsche Landwirtschaftliche Rundschau. 1928—1935. Verlag J. Neumann, Neudamm.

Experiment Stations Record. 1889—1935. U. S. Department of Agriculture, Washington.

Fortschritte der Landwirtschaft. Zeitschrift und Zentralblatt für die gesamte Landwirtschaft. 1926—1933. Verlag Julius Springer, Berlin und Wien.

Plant Breeding Abstracts. 1930—1935. Imperial Bureau of Plant Genetics, Cambridge.

Resumptio Genetica. 1924—1935. 's-Gravenhage, Martinus Nijhoff.

Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.

Здесь периодически публикуются списки новой литературы по генетике.

Zeitschrift für Züchtung, Reihe A. Pflanzenzüchtung (см. выше).

Общая литература по пшенице, особенно важная при изучении селекции пшеницы

Таланов В. В. 1928. Районы сортов яровой и озимой пшеницы СССР и их качество. Материалы к стандартизации селекционных сортов культурных растений. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 32, 144 + 11 стр.

Здесь даны основы районирования яровой и озимой пшениц.

Фляксбергер К. А. 1929. Пшеница в мировом аспекте. В кн.: Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. Л., стр. 199—214.

Фляксбергер К. А. 1935. Пшеницы. Монография. Сельхозгиз, Л.

Agnes A. 1934. The *Gramineae*. A study of Cereal, Bamboo and Grass. Cambridge University Press, London.

Azzi G. 1930. Le climat du blé dans le monde. Institut International d'Agriculture, Rome, стр. 1165.

В этой книге для всех стран даны ценные указания о сортах, их распределении на территории страны и об их экологических особенностях. Большая часть материала добыта самим автором путем специальных анкет.

Baker O. E. 1925. The potential supply of wheat. Economic Geography, vol. 1, стр. 15—52.

Boeuf F. 1932. Le blé en Tunisie. Annales du Service Botanique et Agronomique de Tunisie, t. 8, Tunis, IV + 454 стр.

Обстоятельный всесторонний трактат о пшенице, дающий обзор современного знания о сортах и селекции.

Carleton M. A. 1916. The Small Grains. Macmillan Co, N. Y., XXXII + 699 стр., с большой библиографией.

Ducellier L. 1924. Le blé. Différentes sortes, pays producteurs. Bulletin de la S-té des Agriculteurs d'Algérie, Alger.

Fruwirth C. 1923. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, 4. Aufl. Bd. IV. Die Züchtung der vier Hauptgetreidearten und Zuckerrübe, Berlin.

Здесь в концентрированном виде излагается все учение о селекции пшеницы. Глава о пшенице составлена Фрувиртом и Чермаком (Tschermak). Дана обширная библиография.

Hayes H. K. and R. J. Garber. 1926. Breeding crop plants. Second edition. McGraw Hill & Co., New York, 328 стр.

Здесь дана краткая сводка данных по селекции пшеницы с перечнем важнейшей литературы в общем списке библиографии по селекции с.-х. растений.

Heuzé G. 1872. Les Plantes alimentaires. 2 vol. Paris.

Koernicke F. und H. Werner. 1885. Handbuch des Getreidebaues. Bd. I & II. Paul Parey, Berlin.

Lathouwers V. 1929. Manuel de l'Amélioration des Plantes de grande culture. Bibliothèque agronomique belge. Librairie agricole, Paris. (Второе издание. Пока вышел том I — Общая селекция).

Papadakis J. 1931. Project of an international map of wheat climates. Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de Plantes, vol. 4, № 1. Versailles, стр. 79—92.

Percival John. 1921. The Wheat Plant. A monograph. Duckworth & Co., London, X + 463 стр.

Proceedings of the World's Grain Exhibition and Conference Regina-Canada, vol. I (held 24—VII to 5—VIII, 1933). Published 1934.

Strong H. 1932. Export wheat producing regions. Economic Geography, vol. 8, стр. 161—190.

Vilmorin-Andrieux & Co. 1880. Les meilleurs blés. Description et culture des principales variétés de froments d'hiver et de printemps. Vilmorin-Andrieux & C-ie. Paris, VII + 175 стр.

Один из лучших альбомов селекционных пшениц мира по 1880 г. с описанием сортов и с хорошими цветными рисунками. Незаменим для справок о старых селекционных европейских сортах.

Wheat studies of the Food Research Institute. Stanford University, California.

Ценнейшее периодическое издание, начавшееся с 1924 г., посвященное мировому состоянию культуры пшеницы. Главным образом освещает вопросы статистики и экономики культуры пшеницы, состояния культуры в отдельных странах. Изредка в нем печатаются статьи технического порядка.

Родовой, видовой и сортовой потенциал пшениц с точки зрения селекции

1. Происхождение пшеницы

Вавилов Н. И. 1926. Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 16, вып. 2, стр. 1—248.

Вавилов Н. И. 1927. Географические закономерности в распределении генов культурных растений. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 17, вып. 3, стр. 411—428.

(Вавилов Н. И.) Vavilov N. I. 1928. Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen. В кн.: Verhandlungen d. 5 Internationalen Kongresses f. Vererbungswissenschaft (Berlin, 1927), Gebr. Bornträger, Bd. I., Leipzig, стр. 265—270.

Вавилов Н. И. 1929. Географическая локализация генов пшениц на земном шаре. Докл. АН СССР, сер. А, № 11, стр. 265—270.

Вавилов Н. И. 1930. Проблема происхождения культурных растений в современном понимании. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству (Ленинград, 1929), т. 2. стр. 5—18.

Вавилов Н. И. и Д. Д. Букинич. 1929. Земледельческий Афганистан. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Прилож. 33, 610 + XXXII стр.

Жуковский П. М. 1933. Земледельческая Турция (Азиатская часть — Анатолия). Сельколхозгиз, М.—Л., XXVII + 907 ст.

Туманян М. Г. 1930. Дикие однозернянки и двузернянки в Армении. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 24, вып. 2, стр. 1—14.

Фляксбергер К. А. 1926. Изучение диких однозернянок и двузернянок и их филогенетической связи между собой и с культурными. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 16, вып. 3, стр. 201—233.

(Фляксбергер К.) Flaksberger K. 1930. Ursprungszentrum und geographische Verbreitung des Spelzes (*Triticum spelta* L.) Angewandte Botanik, Bd. 12, Berlin, стр. 86—99.

Krause E. H. 1910. Die Heimat des Spelzes. Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., Bd. 9, Jena, стр. 412.

Schulz A. 1911. Geschichte des Weizens. Zeitschrift f. Naturwissenschaften, Bd. 83, Halle, стр. 1—68.

Schulz A. 1913. Die Geschichte der kultivierten Getreide. Nebert, Halle, 134 стр.

2. Кариосистематика пшеницы
(Цитологическая дифференциация видов)

Николаева А. Г. 1923. Цитологическое исследование рода *Triticum*. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 13, вып. 1, стр. 33—44.

Kagawa F. 1927. The comparison of chromosomes among different species in *Triticum*. Proceedings of the Imperial Academy, vol. 3, Tokyo, стр. 304—306.

Kagawa F. 1929. A study on the phylogeny of some species in *Triticum* and *Aegilops*, based upon the comparison of chromosomes. Journal of the College of Agriculture, Imperial University, vol. 10, Tokyo, стр. 173—228.

Kagawa F. 1929. On the phylogeny of some cereals and related plants as considered from the size and shape of chromosomes. Japanese Journal of Botany, vol. 4, Tokyo, стр. 363—383.

Sakamura T. 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. Botanical Magazine, vol. 32, Tokyo, стр. 151—154.

Watkins A. E. 1930. The Wheat species. A critique. Journal of Genetics, vol. 23, стр. 173—263.

3. Классификация пшениц

Барулина Е. И. 1923. Опыты систематического изучения расового состава в пределах одной разновидности мягкой пшеницы. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 13, вып. 1, стр. 259—267.

(Вавилов Н. И.) Vavilov N. I. 1922. The law of homologous series in variation. Journal of Genetics, vol. 12, стр. 47—90.

Вавилов Н. И. 1923. К познанию мягких пшениц. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 13, вып. 1, стр. 149—257.

(Вавилов Н. И.) Vavilov N. I. 1927. Essais géographiques sur l'étude de la variabilité des plantes cultivées en l'U.R.S.S. Rapport à l'Institut International d'Agriculture de Rome en novembre 1927, s. I, стр. 630—664.

Верховская К. А. 1929. Изменчивость признаков колосковых чешуй пшениц по данным географических опытов 1923—27 гг. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 21, вып. 1, стр. 447—450.

Туманян М. Г. 1933. Определитель хлебных злаков. Эривань.

(Филипченко Ю.) Philiptschenko J. 1930. Ueber die systematische Stellung des Einkorn-Weizens und nochmals über die Entwicklung der Weizenähre. Zeitschrift f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. 54, стр. 311—318.

Фляксбергер К. 1915. Определитель пшениц. Тр. Бюро по прикл. бот., т. 8, стр. 9—209.

Фляксбергер К. А. 1928. Об искусственной и естественной классификации пшениц. Изв. Гос. инст. опытной агрон., т. 6, № 2, стр. 36—51.

(Фляксбергер К.) Flaksberger K. 1929. Ueber künstliche und natürliche Klassifikation des Weizens. Fedde Repertorium, Beiheft, 56, стр. 102—123.

Яковлев М. и Е. Н. Николаенко. 1931. Число сосудоволокнистых пучков в coleoptile пшениц как систематический признак. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 27, вып. 4, стр. 285—321.

Eriksson J. 1894. Beiträge zur Systematik des kultivierten Weizens. Landwirtschaftliche Versuchsstationen, Bd. 14, стр. 37.

Koernicke F. 1885. Handbuch des Getreidebaues. Arten und Varietäten des Getreides, Paul Parey, Berlin.

Percival J. 1921. The wheat plant. A monograph. Duckworth & Co London, X + 463 стр.

4. Исходный материал для селекции

Вавилов Н. И., О. К. Фортунатова, М. М. Якубцинер и др. 1931. Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц (к познанию 28-хромосомной группы культурных пшениц). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Прилож. 51, 236 стр.

Декапрелевич Л. Л. и В. Л. Менабде. 1932. Пленчатые пшеницы Западной Грузии (*Tr. macha*, *Tr. dicoccum*, *Tr. Timopheevi*, *Tr. monococcum*). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 5, № 1, стр. 1—46.

Кобелев В. К. 1928. Пшеницы Афганистана (состав и распространение). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 19, вып. 1, стр. 3—120.

Писарев В. 1924. Скороспелые пшеницы Восточной Сибири. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 14, вып. 1, стр. 1—25.

Туманян М. Г. 1928. Карликовые пшеницы Армении. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 19, вып. 1, стр. 225—276.

Туманян М. 1934. Ветвистая мягкая пшеница. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 5, № 2, стр. 269—282.

Фляксбергер К. 1917. Пшеницы России. Матер. для изуч. естеств. произв. сил России, № 17, стр. 1—62.

Фляксбергер К. и др. 1929. Гладкоостные пшеницы. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 22, вып. 2, стр. 115—118.
Якубцинер М. М. 1932. Пшеницы Сирии, Палестины и Трансиордании и их селекционно-агрономическое значение. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Прилож. 53, 276 стр.
Christiansen-Weniger F. 1931. Bedeutung der Landsorten für die Pflanzenzüchtung. Züchter, Jg. 3, Berlin, стр. 321—323.
Christiansen-Weniger F. 1932. Bericht über eine Studienreise durch das ostanatolische Hochland. Zeitschrift. Züchtung, Reiche A. Pflanzenzüchtung, Bd. 18, Berlin, стр. 73—108.
Haçizade Mirza. 1932. Die Verteilung der Weizenarten in der Türkei. (Vorl. Mitteilung.). Züchter, Jg. 4, Berlin, стр. 70—76.
Pesola Vilho A. 1933. The Finnish native winter wheat as breeding material. — Maataloustieteellinen, Aikakauskirja, vol. 5, № 3, Helsinki, стр. 97—107.
Scofield C. S. 1902. Algerian Durum Wheats. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Plant Industry, Bulletin 7, Washington, стр. 1—19.

5. Близкие к пшенице роды злаков

Жуковский П. М. 1928. Критико-систематический обзор видов рода *Aegilops*. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 18, вып. 1, стр. 417—609.
Сенянинова-Корчагина М. 1932. Карио-систематическое исследование рода *Aegilops*. Тр. по прикл. бот.. ген. и сел., сер. 1, стр. 1—90.
Eig A. 1929. Monographisch-kritische Uebersicht der Gattung *Aegilops*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, Beihefte, Bd. 55, Berlin, стр. 1—228.

Экологическая классификация пшеницы

Пальмова Е. Ф. 1935. Введение в экологию пшениц. Сельколхозгиз, М.—Л., стр. 1—73.
(Писарев В.) Pissarev V. 1933. Oekologische Klassifizierung des Ausgangsmaterials bei pflanzenzüchterischen Arbeiten. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A. Pflanzenzüchtung, Berlin, Bd. 18, стр. 437—446.
Azzi G. 1930. Le climat du blé dans le monde. Les bases écologiques de la culture mondiale du blé. Institut International d'Agriculttre, Rome, XIII + 1165 стр.
Handbuch der Landwirtschaft. 1930. Bd. 3. Pflanzenbaulehre, Bd. 3, herausgegeben von Dr. Th. Roemer, P. Parey, Berlin.
Глава о хлебных злаках составлена Dr. Berkner. В ней дана экологическая классификация немецких сортов пшеницы.
Papadakis J. 1933. Project of an international Map of Wheat Climates. Bull. de l'Association internationale des sélectionneurs de plantes, vol. IV, № 1.

Яровизация пшеницы

Бюллетень яровизации. 1932—1933. Укр. инст. сел., №№ 1—4, Одесса.
Ващенко А. А. и Д. С. Лайтер. 1933. О селекции яровой пшеницы в связи с яровизацией. Семеноводство, № 5, стр. 20—22.
Долгушин Д. А. и Т. Д. Лысенко. 1930. К вопросу о сущности озими. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству (Ленинград, 1929), т. 3, стр. 189—199.
Краткая инструкция по яровизации различных сортов пшениц. 1932. Укр. инст. сел., Одесса, 16 стр.

Лысенко Т. Д. 1935. Теоретические основы яровизации. Госиздат, М.—Л., 151 стр.
Лысенко Т. Д. и Д. А. Долгушин. 1934. Яровизацию на службу социалистическому сельскому хозяйству. В кн.: Сельскохозяйственная наука в СССР. Сельколхозгиз, М.—Л., стр. 96—114.
Лысенко Т. Д. и И. И. Презент. 1935. Селекция и теория стадийного развития растения. Сельхозгиз, М., 63 стр.
Лысенко Т. Д. и Ф. С. Степаненко. 1935. Яровизация с.-х. растений. Сельхозгиз, М., стр. 1—64.

Ненаследственная изменчивость (среда и наследственность, географическая изменчивость)

Бюллетень яровизации. 1932—1933. Укр. инст. сел., №№ 1—4, Одесса.
(Вавилов Н. И.) Vavilov N. I. 1927. Essais géographiques sur l'étude de la variabilité des plantes cultivées en l'URSS. Rapport à l'Institut International d'Agriculture de Rome en novembre 1927. Institut International d'Agriculture, Rome, стр. 630—664.
Вавилов Н. И. 1928. Географическая изменчивость растений. Научное слово, № 1, стр. 23—33.
Верховская К. А. 1929. Изменчивость признаков колосковых чешуй пшениц по данным географических опытов 1923—1927 гг. (К вопросу о надежности «систематических» признаков. Географические опыты. Сообщение 6). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 21, вып. 1, стр. 447—560.
Кузнецова Е. С. 1929. Географическая изменчивость вегетационного периода культурных растений. (Географические опыты. Сообщение 5). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 21, вып. 1, стр. 321—446.
Маслова К. С. 1930. Изменчивость окраски колоса пшеницы по данным географических опытов за 1923—1927 гг. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 24, вып. 2. стр. 19—42.
Фортунатова О. А. 1928. Зависимость высоты растений от географических факторов произрастания. (По данным географических посевов 1923—1926 гг. Географические опыты. Сообщение 4). Пр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 19, вып. 1, стр. 385—466.

Биология цветения пшеницы

Backhouse W. O. 1916. Note on the inheritance of «crossability». Journal of Genetics, vol. 6, London, стр. 91—94.
Blaringhem L. 1925. Observations nouvelles sur la xénie chez le blé. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. 180, Paris, стр. 380—391.
Engledow F. L. and B. P. Pal. 1934. Investigations on yield in Cereals. VIII. Hybrid vigour in wheat. Journal of Agricultural Science, vol. 24, part 3, London, стр. 390—409.
Fruwirth C. 1905. Das Blühen von Weizen und Hafer. Deutsche landwirtschaftliche Presse, Jg. 35, Berlin, стр. 737—748.
Hayes H. K. 1918. Natural crossing in wheat in United States. Journal of Heredity, vol. 9, Washington, стр. 326—330.
Kattermann G. 1932. Farbxenien bei Weizenkreuzungen und das erbliche Verhalten blaugefärbter Aleuronschicht bei den verwandten neuartigen Weizenrassen im allgemeinen. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 17, Berlin, стр. 413—446.
Nilsson-Ehle H. 1915. Gibt es erbliche Weizenrassen mit mehr oder weniger vollständiger Selbstbefruchtung. Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung, Bd. 3, Berlin, стр. 1—6.

Rimpau W. 1882. Das Blühen der Getreidearten. Landwirtschaftliche Jahrbücher, Bd. 12, Berlin, стр. 877—919.
Rudorf G. u. M. M. Job. 1934. Estudio sobre ecologia floral del trigo en lo referente a temperaturas extremas. Revista del Museo de La Plata, t. 34, стр. 153—195.

Весьма важная работа о влиянии низких температур на цветение.

Smith L. H. 1912. Occurence of natural hybrids in wheat. Report of the American Breeders' Association, vol. 8, Washington, стр. 412—414.
Vilmorin Ph. 1911. Fixité des races de froments. В кн.: 4-e Conférence internationale de génétique, Paris, стр. 312—314.

Генетика пшеницы

Внутривидовая гибридизация

Декапрелевич Л. Л. 1930. О получении нежизнеспособных и полужизнеспособных комбинаций при скрещивании пшениц (предварительное сообщение). Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству, т. 2, Л., стр. 221—227.
Лепин Т. К. 1929. Наследование количественных признаков у твердых пшениц. I. Наследование длины чешуи в скрещиваниях *Triticum polonicum* × *Triticum durum* Desf. Изв. Бюро по ген., № 7, стр. 41—62.
Лепин Т. К. 1930. Наследование количественных признаков у твердых пшениц. II. Исследование длины зубца в скрещивании *Triticum durum* × *Triticum persicum*. Изв. Бюро по ген., № 8, стр. 19—45.
Лепин Т. К. 1932. Наследование количественных признаков у твердых пшениц. III. Множественное влияние основного гена длины чешуи польской пшеницы. Тр. Лабор. ген. АН СССР, № 9, стр. 29—46.
Петропавловский М. Ф. 1929. К познанию генетической природы скверхедных (головных) пшениц. Изв. с.-х. акад. им. Тимирязева, кн. 4, стр. 23—36.
Рего Г. Р. 1927. Наследование остистости озимой пшеницы (из работ каф. селекции Белорусской гос. академии с. х.). Научно-агрон. журнал, год изд. 4, стр. 749—752.
Филипченко Ю. А. 1927. К генетике булавовидной пшеницы (скверхеда). Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину. Гос. русское бот. общ., Л., стр. 83—93.
Филипченко Ю. А. 1927. Частная генетика. Часть 1. Растения. Изд. «Сеятель», Л., 239 стр.
(Филипченко Ю.) Philiptschenko J. 1929. Gene und Entwicklung der Aehrenform beim Weizen. Biologisches Zentralblatt, Bd. 49, Leipzig, стр. 1—16.
Филипченко Ю. А. 1934. Генетика мягких пшениц. Издание посмертное, законченное Т. К. Лепиным. Сельколхозгиз, М.—Л., 262 стр., с подробной библиографией.
Engledow F. L. 1914. A case of repulsion in wheat. Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, vol. 17, Cambridge, стр. 433—435.
Freeman G. F. 1919. Heredity of Quantitative Characters of Wheat. Genetics, Menasha, Wisc., vol. 4, стр. 1—93.
Howard A. and G. Howard. 1912. On the inheritance of some characters in wheat. I. Memoirs of the Dept. of Agriculture in India, Bot. Ser., vol. 5, Calcutta, стр. 1—46.
Howard A. and G. Howard. 1915. On the inheritance of some characters in wheat. II. Memoirs the Dept. of Agriculture in India, Bot. Ser., vol. 7, Calcutta, стр. 273—285.

Kajanus B. 1911. Zur Genetik des Weizens. Botaniska Notiser. Lund, стр. 293—296.

Kajanus B. 1923. Genetische Untersuchungen an Weizen. Bibliotheca Genetica, Bd. 5, Leipzig, стр. 1—187.

Kajanus B. 1927. Die Ergebnisse der genetischen Weizenforschung. Bibliographia Genetica. 's-Gravenhage, Deel. 3, стр. 141—244.

Lewicki S. 1928. Shedding of grains as hereditary character. Pamiętnik Państwowego Instytutu Naukowego Gospodarstwa Wiejskiego w Pulawach, vol. 9, Krakow, стр. 19—31.

Matsuura H. 1933. A bibliographical monograph of plant genetics (genic analysis) 1900—1929, 2-nd edit., revised and enlarged. Hokkaido Imperial University, Sapporo, XX + 787 стр.

Nilsson-Ehle H. 1908. Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Botaniska Notiser, Lund, стр. 257—294.

Nilsson-Ehle H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen, I. Lunds Universitets Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 5. Lund, стр. 1—122.

Nilsson-Ehle H. 1911 Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Wiezen, II. Lunds Universitets Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 7, Lund, стр. 1—82.

Nilsson-Ehle H. 1913. Zur Kenntniss der Erblichkeitsverhältnisse der Eigenschaft Winterfestigkeit beim Weizen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, Bd. I, Berlin, стр. 3—12.

Rimpau W. 1891. Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Landwirtschaftliche Jahrbücher, Bd. 20.

Классическое исследование, имеющее историческое значение.

Straus H. 1914. Dominanz und Rezessivität bei Weizenbastarden. Inaug. Dissertation. Göttingen, Kaestner, 38 стр.

Tschermak E. 1923. Weizen. Bastardierung. В кн.: C. Fruwirth. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. 4. Aufl., Bd. 4, Berlin, P. Parey.

Скрещивание видов пшеницы с разным числом хромосом

Вавилов Н. И. 1913. Гибрид обыкновенной пшеницы *Triticum vulgare* Vill. с однозернянкой — *Triticum monococcum* L. Тр. Бюро по прикл. бот., т. 6, стр. 1—19.

Вавилов Н. И. и О. В. Якушкина. 1925. К филогенезу пшениц. Гибридологический анализ вида *T. persicum* Vav. и междувидовая гибридизация у пшениц. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 15, вып. 4, стр. 3—159.

Вакар Б. А. 1930. Цитологическое исследование гибридов *Triticum persicum* Vav. с другими видами пшеницы. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству (Ленинград, 1929), т. 2, Л., стр. 187—195.

Лебедев В. Н. 1933. Явление аутосиндеза в межвидовых гибридах мягкой пшеницы. Харьков, 35 стр.

Мейстер Г. К. 1922. Опыт изучения межвидового скрещивания *T. durum* Desf. × × *T. vulgare* Vill. Журнал опытной агрон. Юго-Востока, т. 1, вып. 1, Саратов, стр. 49—70.

Мейстер Г. К. 1927. Проблемы межвидовой гибридизации в освещении современного экспериментального метода. Журнал опытной агрон. Юго-Востока, т. 4, вып. 1, Саратов, стр. 1—86.

(Мейстер Г.) Meister G. 1928. Das Problem der Speciesbastardierung im Lichte der experimentellen Methode. В кн.: Verhandlungen d. 5. Internationalen Kongresses f. Vererbungswissenschaft (Berlin, 1927), Gebr. Borntraeger, Bd. 2, Leipzig, стр. 1094—1117.

(Навашин М.) Nawaschin M. 1934. Die Methodik der zytologischen Untersuchungen für züchterische Zwecke. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A., Pflanzenzüchtung, Bd. 19, Berlin, стр. 366—414.

Сапегин А. А. 1928. Гилогенетические исследования пшениц мягкого ряда. I. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 19, вып. 1, стр. 127—166.

Сапегин А. А. 1930. Генетика межвидовых скрещиваний. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству (Ленинград, 1929), т. 2, Л., стр. 19—26.

(Сапегин А. А. и Л. А. Сапегин) Sapehin A. A. und L. A. Sapehin. 1928. Hylogenetische Untersuchungen an Weizen. В кн.: Verhandlungen d. 5, Internationalen Kongresses f. Vererbungswissenschaft, (Berlin, 1927), Bd. 2, Leipzig, Gebr. Borntraeger, стр. 1254—1262.

Сапегин Л. А. 1928. Гилогенетика твердой пшеницы *Triticum durum* Desf. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 19, вып. 1, стр. 167—224.

Хинчук А. Г. 1929. К генетике *Triticum timopheevi* Zhuk. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 20, стр. 625—654.

Шехурдин Л. П. 1930. Сорта мягкой яровой пшеницы, выведенные методом отдаленных скрещиваний. За устойчивое социалистическое хозяйство. Бюлл. № 1, Саратов.

Blaringhem L. 1914. Sur la production d'hybrides entre l'engrain (*T. monococcum* L.) et différents blés cultivés. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, стр. 346—349.

Blaringhem L. 1924. Sur l'état infantile des embryons de certains hybrides de blé. Bulletin de la Société botanique de France, t. 72, Paris, стр. 341—350.

Blaringhem L. 1927. Sur les blés durs dérivés de l'engrain. Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France, t. 13, Paris, стр. 306—310.

Boeuf F. 1922. Cas de fécondation croisée spontanée chez le blé dur, *Triticum durum* et chez le blé tendre, *Triticum vulgare*. Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France, t. 8, Paris, стр. 518—522.

Darlington C. D. 1931. The analysis of chromosome pairing in *Triticum* hybrids. Cytologia, vol. 3, Tokyo, стр. 21—25.

Hollingshead L. 1932. Partly fertile hybrids of common wheat with khapli Emmer. Heredity, vol. XXIII, № 6, стр. 247—253.

Kajanus B. 1923. Über die Fertilität in Kreuzungen zwischen verschiedenen Weizenarten. Hereditas, Bd. 4, Lund, стр. 341—350.

Kihara H. 1924. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Memoirs of the College of Sciences, Kyoto Imperial University, Ser. B. I., № 1, Kyoto, стр. 1—200.

Kihara H. 1934. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. V. *Triticum timopheevi* Zhuk. (F. Lilienfeld und Kihara). Cytologia, vol. 6, № 1, Tokyo, стр. 87—122.

Kihara und Katayama. 1931. Über dem Ansatz und Keimungsfähigkeit der Körner in reziproken intra und intergenenerischen. Bestäubungsversuchen im Weizen—*Aegilops*—Kreise und die Sterilität der F_1-Pflanzen. Agriculture and Horticulture, Japan, vol. 6, № 12.

Kihara H. und I. Nishiyama. 1930. Genomaffinitäten in tetra- und pentaploiden Weizenbastarden. Cytologia, vol. 1, Tokyo, стр. 270—284.

Love H. H. and W. T. Craig. 1919. The synthetic production of wild wheat forms. Journal of Heredity, vol 10, Washington, стр. 51—64.

Love H. H. and W. T. Craig. 1924. The genetic relation between *Triticum dicoccum dicoccoides* and a similar morphological type produced synthetically. Journal of Agricultural Research, vol. 28, стр. 515—520.

M a t h i s P. 1925. Die Bedeutung von Kreuzungen zwischen *Triticum vulgare* und *Triticum dicoccum* für die Weizenzüchtung. Angewandte Botanik, Bd. 7, Berlin, стр. 269—303.

M c F a d d e n E. S. 1930. A succesful transfer of emmer characters to vulgare wheat. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 22, Geneva, N. Y., стр. 1020—1034.

N i l s s o n - L e i s s n e r G. 1925. Beitrage zur Genetik von *Triticum spelta* und *Triticum vulgare*. Hereditas, VII.

O e h l e r E. 1934. Die Ausnutzung von Art- und Gattungsbastarden in der Weizenzüchtung. Züchter, Jg. 6, Berlin, стр. 205—211.

R a u m H. 1934. Fortgesetze Untersuchungen über die Vererbung von Aehreneigenschaften bei Kreuzungen zwischen Emmer und Dinkelreihe des Weizens. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 19, Berlin, стр. 467—508.

S a x K. 1921. Sterility in wheat hybrids. I. Sterility relationship and endosperm development. Genetics, Menasha, Wisc., vol. 6, стр. 309—416.

S a x K. 1922. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. Genetics, Menasha, Wisc., vol. 7, стр. 513—552.

S a x K. 1922. Sterility in wheat hybrids. III Endosperm development and F_2 sterility. Genetics, Menasha, Wisc., vol. 7, стр. 553—558.

S a x K. 1928. Chromosome behavior in *Triticum* hybrids. В кн.: Verhandlungen d. 5. Internationalen Kongresses f. Vererbungswissenschaft (Berlin, 1927), Gebr. Borntraeger, Bd. 2, Leipdig, стр. 1267—1284.

S t o l l Ph. H. 1907. Ein interessanter Bastard zwischen einem Emmer und einem Kolbenspelz. Deutsche landwirtschaftliche Presse, Jg. 34, Berlin, стр. 100.

T h o m p s o n W. P. 1927. The cytology of species hybrids in wheat. Scientific Agriculture, vol. 18, Ottawa, стр. 56—62.

T h o m p s o n W. P. 1930. Shrivelled endosperm in species crosses in Wheat, its cytological causes and genetical effects. Genetics, 15.

T h o m p s o n W. P. 1931. Cytology and genetics of crosses between fourteen- and seven-chromosome species of wheat. Genetics, Menasha, Wisc., vol. 16, стр. 309—324.

T h o m p s o n W. P. and D. R. C a m e r o n. 1928. Chromosome numbers in functioning germ cells of species-hybrids in Wheat. Genetics, 13.

T h o m p s o n W. P. and H. T. R o b e r t s o n. 1930. Cytological irregularities in hybrids between species of wheat with the same chromosome number. Cytologia, vol. 1, № 3, Tokyo, стр. 252—262.

T s c h e r m a k E. 1929. Ein neuer fruchtbarer Weizenbastard (*Triticum turgidum* × × *Triticum villosum*). В кн.: Forschungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues und der Pflanzenzüchtung. Festschrift zum siebzigten Geburgstag von Kurt von Rümker. P. Parey, Berlin, стр. 68—80.

V i l m o r i n H. 1880. Essais du croisement entre des blés différents. Bulletin de la Société Botanique de France., t. 27, Paris, стр. 356—361.

V i l m o r i n H. 1880. Note sur un croisement entre deux espèces du blé. Bulletin de la Société Botanique de France, t. 27, Paris, стр. 73—74.

W a k a k u w a S. 1934. Embryological studies on the different seed development in reciprocal interspecific crosses of wheat. Japanese Journal of Botany, vol. VII, № 1—2, стр. 151—185.

W a t e r h o u s e W. L. 1933. On the production of fertile hybrids from crosses between vulgare and Khapli Emmer wheats. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, vol. 58, part 1—2, Sydney, стр. 99—104.

W a t k i n s A. E. 1930. The wheat species. A critique. Journal of Genetics, vol. 23, London, стр. 173—263.

W a t k i n s A. E. 1932. Hybrid sterility and incompatibility. Journal of Genetics, vol. 25, London, стр. 125—162.

Гибриды пшеницы с рожью

Васильев Б. И. 1932. Пшенично-ржаные гибриды. Труды Лаб. ген. АН СССР, № 9, стр. 69—87.

Заленский В. и А. Дорошенко. 1924. Цитологическое исследование ржано-пшеничных гибридов. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 14, вып. 1, стр. 185—210.

Лебедев В. 1927. Естественные ржано-пшеничные гибриды на Белоцерковской селекционной станции. Бюлл. Белоцерк. сел. станции, № 1, Киев, стр. 114—120.

Лебедев В. Н. 1932. Новые явления в пшенично-ржаных гибридах. Укр. научно-исслед. инст. сахарной промышл., Киев, 84 стр.

Лебедев В. Н. 1933. Новые случаи образования амфиплоидов в пшенично-ржаных гибридах. Всесоюзн. инст. сахарной промышл., Харьков, 27 стр.

(Лебедев В. Н.) Lebedeff V. N. 1934. Neue Fälle der Formierung von Amphidiploiden in Weizen-Roggen-Bastarden. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 19, Berlin, стр. 467—633.

Левитский Г. А. и Г. К. Бенецкая. 1930. Цитологическое исследование константно-промежуточных ржано-пшеничных гибридов. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству (Ленинград, 1929), т. 2, Л., стр. 345—352.

Мейстер Г. К. 1930. К познанию формообразовательного процесса ржано-пшеничных гибридов пшеничной группы. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству (Ленинград, 1929), т. 2, Л., стр. 369—380.

Мейстер Г. К. 1934. Итоги работ Саратовской селекционной станции по межвидовой гибридизации пшениц. В сб.: Сельскохозяйственная наука в СССР, Сельколхозгиз., М.—Л., стр. 58—72.

Мейстер Г. и Н. Мейстер, 1924. Ржано-пшеничные гибриды. Изд. «Новая деревня», М., 219 стр.

(Мейстер Н. и Н. А. Тюмяков). Meister N. and N. A. Tjumjakoff. 1928. Rye-wheat hybrids from reciprocal crosses. Journal of Genetics, vol. 20, стр. 233—245.

Тюмяков Н. А. 1930. Плодовитость и сравнительная морфология ржано-пшеничных гибридов уравновешенного типа. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству (Ленинград, 1929), т. 2, Л., стр. 497—508.

Aase H. C. 1930. Cytology of *Triticum*, *Secale* and *Aegilops* hybrids with reference to phylogeny. Research studies of the State College of Washington. Pullman, vol. 2, № 1, стр. 5—60.

Buchinger A. 1931. Ein Roggen-Weizen und Weizen-Roggen-Bastard. Züchter, Jg. 3, Berlin, стр. 329—333.

Jesenko F. 1913. Ueber Cetreide-Speciesbastarde (Weizen-Roggen). Zeitschrift f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. 10, Leipzig, стр. 311—326.

Kattermann G. 1934. Zytologische Notiz über Weizen-Roggen-Bastarde. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 19, Berlin, стр. 153—308.

Leighty C. E. 1915. Natural wheat-rye hybrids. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 7, Geneva, N. Y., стр. 209—216.

Leighty C. E. 1918. Natural wheat-rye hybrids of 1918. Journal of Heredity, vol. 11, Washington, стр. 129—136.

Leighty C. E. and L. W. Taylor. 1924. «Hairy neck» wheat segregates from wheat-rye hybrids. Journal of Agricultural Research, vol. 28, Washington, стр. 567—576.

Oehler Ernst. 1931. Untersuchungen über Ansatzverhältnisse, Morphologie und Fertilität bei Weizen-Roggen-Bastarden. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 16, Berlin, стр. 357—521.

Thompson W. P. 1926. Chromosome behavior in a cross between wheat and rye. Genetics, Menasha, Wisc., vol. 11, стр. 317—332.

Гибриды пшеницы с видами Aegilops

Карпеченко Г. Д. 1927. Новые данные по гибридизации *Aegilops* с пшеницами. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 17, вып. 4, стр. 343—350.

Попова Г. 1923. Виды *Aegilops* и их массовая гибридизация с пшеницей в Туркестане. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 13, вып. 1, стр. 461—482.

Попова Г. М. 1929. Видовые гибриды в роде *Aegilops*. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 22, вып. 2, стр. 329—434.

Aase H. C. 1930. Cytology of hybrids. Research studies of State College of Washington, vol. 2, № 1, 1—60.

Blaringhem L. 1930. Sur un hybride autofertile d'*Aegilops* et de blé (*Aegilops ovata* L. × *Triticum diccocum* Schub. var. *Ajar* Percival). Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, t. 191, Paris, стр. 362—366.

Bleier H. 1931. Ueber Vererbung von Cattungsbastarden des Roggens (*Aegilops*-Roggen und *Aegilops*-Roggen-Weizen-Bastarde). Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 17, Berlin, стр. 70—79.

Godron D. A. 1869. Histoire des *Aegilops* hybrides. Mémoires de l'Académie de Stanislas, Nancy, стр. 167.

Kihara H. 1929. Conjugation of homologous chromosomes in the genus *Triticum* × × *Aegilops* and species hybrids of *Aegilops*. Cytologia, vol. 1, Tokyo, стр. 1—15.

Kihara H. 1930. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*, I. В кн.: H. Kihara und I. Nishiyama. Genomaffinitäten in tri-, tetra- und pentaploiden Weizenbastarden. Cytologia, vol. 1, Tokyo, стр. 263—284.

Kihara H. 1931. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*, III. В кн.: H. Kihara und Y. Katayama. Zur Entstehungsweise eines neuen konstanten oktoploiden Aegilotricum. Cytologiy, vol. 2, Tokuo, стр. 234—255.

Kihara H. 1932. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*, IV. В кн.: H. Kihara und F. Lillenfeld. Untersuchungen an *Aegilops* × *Triticum* und *Aegilops* × × *Aegilops*-Bastarden. Sonderabdruck aus Cytologia, vol. 3, Tokyo, стр. 384—456.

Laumont P. 1932. Contribution à l'étude des hybrides de blé et d'*Aegilops*. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord, t. 23, Alger, стр. 123—126.

Laumont P. 1933. Observation sur l'apparition de quelques formes «tendroides» dans la descendance (F_4) de l'hybride *Aegilops triuncialis* L. × *Triticum durum* Desf. Bulletin de la Société d'histoire Naturelle de l'Afrique du Nord, t. 24, Alger, стр. 184—187.

Leighty C. E., W. J. Sando and J. W. Taylor. 1926. Intergeneric hybrids in *Aegilops*, *Triticum* and *Secale*. Journal of Agricultural Research, vol. 33, Washington, стр. 101—141.

Longley A. E. and W. J. Sando. 1930. Nuclear divisions in the pollen mother cells of *Triticum*, *Aegilops* and *Secale* and their hybrids. Journal of Agricultural Research, vol. 40, Washington, стр. 683—719.

Oehler Ernst. 1933. Untersuchungen über Ansatzverhältnisse. Morphologie und Fertilität bei *Aegilops*-Weizenbastarden. I Teil. Die F_1-Generation. Zeitschrift für induktive Abstammungs und Vererbungslehre, Bd. 64, Leipzig, стр. 95—153.

Oehler Ernst. 1933. Untersuchungen über Ansatzverhältnisse, Morphologie und Fertilität bei *Aegilops*-Weizenbastarden. II Teil. Die F_2-und F_3-Generation. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 66, Leipzig, стр 49—92.

Percival J. 1926. The morphology and cytology of some hybrids of *Aegilops ovata* L. ♀ × *Wheat* ♂. Journal of Genetics, vol. 17, London, стр. 49—68.

Percival J. 1930. Cytological studies of some hybrids of *Aegilops* sp. × wheats and some hybrids between different species of *Aegilops*. Journal of Genetics, vol. 22, London, стр. 201—278.

Percival J. 1932. Cytological studies of some wheat and *Aegilops* hybrids. Annals of Botany, vol. 46, London, стр. 479—501.

Thompson W. P. 1931. Chromosome homologies in wheat, rye and *Aegilops*. Canadian Journal of Research, vol. 4, Ottawa, стр. 624—634.

Tschermak E. 1929. Zur zytologischen Auffassung meiner Aegilotricumbastarde und der Artbastarde überhaupt. Theorie der Chromosomeaddition oder Kernchimäre. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 47, Berlin, стр. 253—261.

Tschermak E. und H. Bleier. 1926. Ueber fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung). Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 44, Berlin, стр. 110—132.

Пшенично-пырейные гибриды

Вакар Б. А. 1934. Первый в мире пшенично-пырейный гибрид. Совхозная газета, № 48 (309), 24 февр.

Вакар Б. А. 1935. Пшенично-пырейные гибриды (гилогенетическое исследование). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 11, № 8, стр. 121—161.

Вакар Б. А., Е. Б. Крот и Л. А. Брекина. 1934. Материалы по изучению пшеничных гибридов. Цитологический сборник. Сиб. научно-исслед. инст. зерн. хоз., Омск, 108 стр.

Верушкин С. М. 1933. Пшенично-пырейные гибриды. Под ред. Г. К. Мейстер. Госиздат, М., 40 стр.

Верушкин С. М. 1935. Гибридизация пшеницы с пыреем. НКЗ СССР, Сарат. сел.-ген. станция, Госиздат, Саратов, 38 стр.

(Верушкин С. и А. Шехурдин). Verushkin S. and A. Shechurdin. 1933. Hybrids between wheat and couch grass. Fertile *Triticum* × *Agropyrum* hybrids of great scientific and practical interest. Journal of Heredity, vol. 24, Washington, стр. 328—335.

Цицин Н. В. 1933. Проблема озимых и многолетних пшениц. Пырейно-пшеничные гибриды. Сиб. научно-исслед. инст. зерн. хоз., Омск, 101 стр.

Гибриды пшеницы с Haynaldia villosa (Triticum villosum)

Tschermak E. 1929. Ein neuer fruchtbarer Weizenbastard (*Triticum turgidum* × × *Triticum villosum*). В кн.: Forschungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues und der Pflanzenzuchtung, Festschrift zum siebziegsten Geburtstag von Kurt von Rümker, P. Parey, Berlin, стр. 68—80.

Tschermak E. 1930. Neue Beobachtungen am fertilen Artbastard *Triticum turgido-villosum*. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 48, Berlin, стр. 400—407.

Гибриды, совмещающие свойства трех и больше видов и родов

Делоне Л., А. Ольшанская, А. Френкель. 1932. Тройной гибрид. Семеноводство, № 21/22, стр. 19—22.

Лебедев В. Н. 1933. Явления аутосиндеза в междувидовых гибридах мягкой пшеницы и их значение для проблемы филогенеза пшеницы. Харьков, 35 стр.

Kagawa F. and Y. Chizaki. 1934. Cytological studies of the genus hybrids among *Triticum*, *Secale* and *Aegilops* and the species hybrids in *Aegilops*. Japanese Journal of Botany, vol. 7, № 1/2, стр. 1—32.

Kostoff Dontcho. 1932. (*Triticum diccocum* × *Triticum monococcum*) × *Triticum vulgare* triple-hybrid with 42 chromosomes. Cytologia, vol. 3, Tokyo, стр. 186—187.
Kostoff D. 1935. Studies on polyploid plants. V. Fertile *Triticum vulgare-monococcum* hybrids. Докл. АН СССР, т. 1, стр. 155—159.
Leighty C. E. and W. J. Sando. 1927. A tri-generic hybrid of *Aegilops*, *Triticum* and *Secale*. Journal of Heredity, vol. 18, Washington, стр. 433—442, fig. 5. [*Ae. ventricosa* × *Tr. turgidum*) × (*S. cereale*, *Ae. ventricosa* and *S. cereale*)].
Leighty C. E., W. J. Sando and J. W. Taylor. 1926. Intergeneric hybrids of *Aegilops*, *Triticum* and *Secale*. Journal of Agricultural Research, vol. 33, Washington, стр. 101—141.
Longley A. E. and W. J. Sando. 1930. Nuclear divisions on the pollen mother cells of *Triticum*, *Aegilops* and *Secale* and their hybrids. Journal of Agricultural Research, vol. 40, Washington, стр. 683—719.
Müntzing A. 1935. Triple hybrids between rye and two wheat species. Hereditas, Bd. XX, H. 1, 2, стр. 137—160.
Tschermak E. 1925. Ungewollte Fremdbestäubung bei sog. Selbstäubern unter ein Kulturpflanzen. Wiener Landwirtschaftliche Zeitung, Jg. 75, Wien, стр. 235, 236.

Мутации у пшениц

Васильев Б. И. 1929. К цитологии спельтоидов. Изв. Бюро по ген., № 7, стр. 31—39.
Декапрелевич Л. Л. 1929. Случай возникновения мутаций среди чистой линии пшеницы. Зап. Научно-прикл. отделов Тифл. бот. сада, т. 6, стр. 197—200.
Делоне Л. Н. 1928. Опыты по рентгенизации культурных растений. I. Пшеницы. Тр. Научного инст. сел., вып. 4, Киев, стр. 1—16.
Делоне Л. 1930. Опыты по рентгенизации пшениц. Тр. Инст. сел. Сахаротреста, т. 6, вып. 2, Киев, стр. 1—33.
(Делоне Л.). Delaunay L. 1930. Die Chromosomenaberraten in der Nachkommenschaft von röntgenisierten Aehren einer reinen Linie von *Triticum vulgare albidum* All. Zeitschrift f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 55, Berlin, стр. 352—355.
Делоне Л. Н. 1934. Экспериментальное получение мутаций у пшениц. Укр. инст. растениеводства, Харьков.
(Сапегин А. А.) Sapehin A. A. 1930. Röntgen-Mutationen beim Weizen (*Triticum vulgare*). Vorl. Mitteillung. Züchter, Jg. 2, Berlin, стр. 257—259.
Сапегин А. А. 1934. Рентгеномутации как источник новых сортов с.-х. растений. Природа, № 9, стр. 28—31.
(Филипченко Ю.) Philiptschenko J. 1929. Ein neuer Fall von Speltoidmutationen beim Weizen. Zeitschrift f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 52. Berlin, стр. 406—413.
Åkerman A. 1923. Beiträge zur Kenntniss der Speltoidmutationen des Weizens. I. Untersuchungen über eine Speltoidform aus Schwedischen Sammetweizen. Hereditas, Bd. 4, Lund, стр. 111—124.
Huskins L. 1928. On the cytology of speltoid wheats in relation to their origin and genetic behaviour. Journal of Genetics, vol. 20, London, стр. 103—122.
Katayama Yoshiwo. 1934. Haploid Formation by X-rays in *Triticum monococcum*. Cytologia, vol. 5, Tokyo, стр. 235—237.
Lathouwers V. 1928. Études de certaines variations speltoides apparues dans les lignées pures de froment. В кн.: Verhandlungen d. 5. Internationalen Kongresses f. Vererbungswissenschaft (Berlin, 1927), Gebr. Borntraeger, Bd. 2, Leipzig, стр. 953—954.

Neatby K. W. 1933. A chlorophyll mutation in wheat. Journal of Heredity, vol. 24, Washington, стр. 159—162.
Nilsson-Ehle H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. Botaniska Notizer, Lund, стр. 305—329.
Nilsson-Ehle H. 1920. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. II. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. Hereditas, Bd. I, Lund, стр. 277—311.
Oehler E. 1930. Speltoid- und Fatuoidmutationen. Züchter, Jg. 2, Berlin, стр. 93—101.
Stadler L. J. 1929. Chromosome number and the mutation rate in *Avena* and *Triticum*. Proceedings of the National Academy of Sciences, vol. 15, Baltimore, стр. 876—881.
Winge Ö. 1924. Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. Hereditas, Bd. 5, Lund, стр. 241—286.

Общий обзор методов и направлений селекции пшеницы

Семполовский. 1897. Руководство к разведению семян и улучшению возделываемых растений. СПб.
Alsberg C. L. 1928. The objectives of wheat breeding. Wheat Studies of the Food Research Institute, Stanford University, vol. 4, California, стр. 269—288.
Превосходный обзор путей современной селекции пшеницы с технической и экономической точек зрения.
Breymann. 1878. Historische Notiz über die Entstehung des Squarehead-Weizens. Landwirtschaftliche Jahrbücher, Berlin, стр. 786.
Dix W. 1908. Ueber die Entstehung eines Squarehead bei *Triticum turgidum* Weizen. Illustrierte landwirtschaftliche Zeitung, Berlin, стр. 837—838.
Hayes Herbert, Kendall and Ralph John Garber. 1927. Breeding crop plants, 2nd edit., Mcgraw-Hill, New York, XXII + 438 стр.
Kiessling L. 1911. Die Entstehung von Dickkopfweizen. Illustrierte landwirtschaftliche Zeitung, Jg. 31, стр. 491—492.
Lathouwers V. 1928. Bibliographie du froment au point de vue de son amélioration (1920—1927). Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de plantes de grande culture, vol. I, Gembloux, стр. 31—32, 81—89, 181—184.
Love H. H. and W. T. Craig. 1924. Methods now in use in cereal breeding and testing at the Cornell Agricultural Experiment Station. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 16, Geneva, N. Y., стр. 109—127.
Maylin M. 1925. Manuel pratique et technique de l'hybridation des céréales. Paris.
Nilsson-Ehle H. 1913. Mendelisme et accimatation. IV Conférence internationale de Génétique (Paris, 1911). Comptes Rendus et Rapports. Masson et C—ie, Paris, стр. 156—157.
Nilsson-Ehle H. 1927. Zukünftige Aussichten der Kreuzungszüchtung beim Weizen. Blätter f. Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Züchter, Jg. 5, № 5, стр. 109—120.
Rümker K. 1889. Anleitung zür Getreidezüchtung auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage. Berlin.
Rümker K. 1893. Beitrag zur Geschichte des Squarehead. Fühlings landwirtschaftliche Zeitung, Stuttgart.

Селекция на урожайность

Носатовский А. И. 1934. Щуплость зерна пшеницы и череззерница колоса, как факторы, снижающие урожай. Азово-Черноморское краевое книгоизд., Ростов-на-Дону.

Сапегин А. А. 1922. Закон урожая. Предварительное сообщение. Тр. Одесской сел. станции, вып. 7, стр. 3—14.

Сапегин А. А. 1923. Новые данные о законе урожая. Тр. Одесской сел. станции, вып. 8, стр. 1—16.

Biffen R. H. and F. L. Engledow. 1926. Wheat-Breeding Investigations at the Plant Breeding Institute, Cambridge. Ministry of Agriculture and Fisheries. Research Monograph, 4, London, стр. 1—114.

Boeuf F. et J. Lenoble. 1928. Influence probable de l'état hétérozygote sur la productivité du blé tendre. (Essais préliminaires). Annales du Service Botanique et Agronomique de Tunisie, t. 5, Tunis, стр. 9—23.

Doughty L. R. and F. L. Engledow. 1928. Investigations on yield in the cereals. V. A study of four wheat fields: the limiting effect of population density on yields and an analytical comparison of yield. Journal of Agricultural Sciences, vol. 18, London, стр. 317—345.

Doughty R. L., F. L. Engledow and T. K. Sanson. 1929. Investigations on yield in cereals. VI. A development study of the influence of nitrogenous top dressing of wheat. B. A measurement of the influence of disease (take all) upon the yield of wheat. Journal of Agricultural Science, vol. 19, London, стр. 472—490.

Engledow F. L. 1928. Investigations on yield in the cereals. IV. The action of the seed drill. Journal of Agricultural Science, vol 18, London, стр. 1—40.

Engledow F. L. 1931. Plant-breeding; its practices and scientific evolution. Scientific Journal of the Royal College of Science, vol. 1, London, стр. 74—95.

Engledow F. L. and S. M. Wadham. 1923/1924. Investigations on yield in the cereals. I. Part 1 and 2. Journal of Agricultural Science, vol. 13, стр. 390—439, vol. 14, стр. 66—98, 287—345, London.

Frankel O. H. 1932. Analytische Ertragsstudien an Getreide. Züchter, Jg. 4, Berlin, стр. 98—109.

Goulden C. H. and A. T. Eiders. 1926. A statistical study of the characters of wheat varieties influencing yield. Scientific Agriculture, vol. 6, Ottawa, стр. 337—345.

Hall A. D. and E. J. Russel. 1910. The factors determining the yields of wheat. Journal of the Board of Agriculture, Supplement 4, London, XVII + 13 стр.

Hunter H. and H. M. Leake. 1933. Recent advances in agricultural plant breeding. J. & A. Churchill, London, 361 стр. Селекция пшениц, стр. 10—49.

Здесь имеется глава о достижениях по селекции пшеницы в Англии, Америке, Швеции и отчасти в других странах за последнеее десятилетие.

Kiessling L. 1914. Ueber Züchtung auf Ertrag. Fühlings landwirtschaftliche Zeitung, Bd. 63, Stuttgart, стр. 706.

Ray Georges. 1934. Exceptional yields of Wheat. International Review of Agriculture, Year 25, Rome, стр. 341—342 T.

Rosenstiel Klaus. 1934. Weizenzüchtung. Naturwissenschaften, Jg. 22, Berlin, стр. 274—276.

Quisenberry K. S. 1928. Some plant characters determining yield in fields of winter and spring wheat in 1926. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 20, N. Y., Geneva, стр. 492—499.

Woodworth C. M. 1931. Breeding for yield in crop plants. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 23, Geneva, N. Y., стр. 388—395.

Селекция пшеницы на иммунитет к заболеваниям

Вавилов Н. И. 1913. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов. Тр. Сел. станции при Моск. с.-х. инст., т. 1, стр. 1—110.

(Вавилов Н. И.) Vavilov N. I. 1914. Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics exemplified in cereals. Journal of Genetics, vol. 4, London, стр. 49—65.

Вавилов Н. И. 1919. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. Изв. Петр. с.-х. акад., вып. 1—4, М., стр. 1—238.

Вавилов Н. И. 1935. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. Сельхозгиз, Л.

Сахаров Н. 1923. Причины устойчивости некоторых пшеничных форм по отношению поражаемости их яровой мухой (Adia genitalis Schnell, Diptera, Anthomyidae). Юго-вост. обл. изд., Саратов, 19 стр.

Сыроватский С. Г. 1933. Селекционная работа Госсортосети на устойчивость пшениц к головне и ржавчине. Госсортосеть, вып. 4—5, Л., стр. 70—74.

Якубцинер М. М. 1934. Пшеница, устойчивая против грибных заболеваний. (*Triticum timopheevi* Zhuk.). Соц. растениеводство, № 11, стр. 121—130.

Ausemus Elmar R. 1934. Correlated inheritance of reaction to diseases and of certain botanical characters in triangular wheat crosses. Journal of Agricultural Research, vol. 48, Washington, стр. 31—57.

Becker Hanna. 1933. Zur Immunitätzüchtung des Weizens gegen *Puccinia glumarum* und *Puccinia triticina*. Kühn-Archiv, Bd. 38, Berlin, стр. 293—305.

Bennet 1933. *Fusarium* species on British cereals. Annals of Applied Biology, vol. 20, № 2.

Biffen R. H. 1907. Studies in the inheritance of disease resistance. Journal of Agricultural Science, vol. 2, London, стр. 109—128.

Bressman E. N. 1931. The present status of breeding varieties of wheat resistant to bunt. Zentralblatt f. Bacteriologie, Abt. 2, Bd. 83, Jena, стр. 396—397.

Hayes H. K. 1929. Breeding disease resistant varieties of small grains in Minnesota. Leopoldina, Halle a. S., Bd. 4, стр. 250—262.

Hayes H. K. 1930. Inheritance of disease resistance in plants. American Naturalist, vol. 64, Lancaster, стр. 15—36.

Hayes H. K., J. H. Parker and C. Kurtzweil. 1920. Genetics of rust resistance in crosse of varieties of *Triticum vulgare* with varieties of *Triticum durum* and *Triticum dicoccum*. Journal of Agricultural Research, vol. 19.

Hayes H. K. and others. 1934. Correlated inheritance of reaction to stem rust, leaf rust, bunt and black chaff in spring-wheat crosses. Journal of Agricultural Research, vol. 48, Washington, стр. 59—66.

Heuser W. 1927. Immunitätszüchtung beim Weizen. Wissenschaft und Praxis, Bd. 2, стр. 16—20.

Hubert K. 1932. Beiträge zur Züchtung rostresistenter Weizen. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 18, Berlin, стр. 19—52.

Hüttig W. 1932. Die Grundlagen zur Immunitätzüchtung gegen Brandpilze (Ustilagineen). Züchter, Jg. 4, Berlin, стр. 209—219.

Gassner G. und W. Franke. 1934. Der Stickstoffhaushalt junger Weizenpflanzen in seiner Abhängigkeit von der Mineralsalzernährung. Ein Beitrag zum Problem der Rostresistenz. Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 7, Berlin, стр. 187—222.

Goulden C. H. and K. W. Neatby. 1931. Breeding rust resistant varieties of spring wheat. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 23, Geneva, N. Y., стр. 859—870.

Kostoff Dontcho. 1934. Inheritance of natural immunity in plants with special reference to breeding of immune varieties. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 19, Berlin, стр. 550—576.

Leighty C. E. 1929. Breeding wheat for disease resistance. В кн.: Proceedings of the International Congress of Plant Sciences, Ithaca, N. Y., August 16—23. Menasha, Wisc., vol. I, стр. 149—153.

Roemer T. 1933. Immunitätszüchtung. Eine zusammenfassende Darstellung 14-jähriger Arbeiten aus dem Gebiete der Biologie (Festschrift zum siebzigsten Geburgstage von George Karsten). Flora, Bd. 128, Jena, стр. 145—196.

Rudorf W. 1930. Aspectos geneticos del problema de la immunidad en las plantas cultivadas. Ministerio de Agricultura de la Nacion. Republica Argentina. Folleto, № 799, Buenos Aires, стр. 1—6.

Rudorf W. 1933. Investigaciones sobre immunidad en Trigo. Universidad Nacional de la Plata, Buenos Aires, 119 стр.

Rudorf W. und Klaus von Rosenstiel. 1934. Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit bei Weizensorten gegen Weizenflugbrand, *Ustilago tritici*. und über ihre Vererbung in Kreuzungen. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 19, Berlin, стр. 324—333.

Sax K. 1923. The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrids. Genetics, Menasha, Wisc., vol. 8, стр. 301—321.

Селекция на химический состав

Воробьев С. 1927. Клейковина в украинских пшеницах. Науково-Досвідчая Катедра Сільско-Господарства, № 5, Харьків.

Иванов Н. Н. 1929. Химический состав пшениц СССР. (Результаты географических опытов 1923—1926 гг.). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 21, вып. 4, стр. 47—101.

Кизель А., А. Белозерский и С. Скворцов. 1927. Опыт химической характеристики белков чистых линий. Журнал экспер. биологии и мед., № 13, стр. 538—546.

Тулайков Н. М. 1914. О количестве азота в зерне пшениц Заволжья. Журнал опытной агрон., т. 15, стр. 1—11.

Тулайков Н. М. 1916. Осмотическое давление почвенного раствора и стекловидность зерна белотурки. Журнал опытной агрон., т. 17, стр. 79—92.

Фляксбергер К. 1932. Белок в зерне пшениц земного шара, Соц. растениеводство, № 2, стр. 15—31.

Alsberg C. L. 1934. Environment, heredity and wheat quality. Wheat Studies of the Food Research Institute, Stanford University, vol. 10, California, стр. 229—249.

Здесь дана обстоятельная библиография.

Bailey C. H. 1925. The chemistry of wheat flour. Chemical Catalogue Co., N. Y., 324 стр. (Есть русский перевод: С. Г. Бейли, 1933. Химия пшеничной муки. Снабтехиздат, М.—Л., 322 стр.).

Clark J. A. 1926. Breeding wheat for high protein content. Journal of American Society of Agronomy, vol. 18, Geneva, N. Y., стр. 648—661.

Friedberg L. 1933. Essai de classification des blés d'aprés leur réaction á l'acide phénique. Annales Agronomiques, année 3, Paris, стр. 697—736.

Gericke W. F. 1933. Probable explanation for some differences in yields and bread properties of wheat varieties. Proc. of the World's Grain Exhib., vol. 2, Ottawa.

Malloch J. C. and R. Newton. 1934. The relation between yield and protein content of wheat. Canadian Journal of Research, vol. 10, Ottawa, стр. 774—779.

Miège E. 1932. La valeur boulangère des blé du Maroc.

Osborne T. B. 1907. The Proteins of the Wheat Kernel. Carnegie Institution, Washington.

Селекция на мукомольно-хлебопекарные качества

Чинго-Чингас К. М. 1928. Мукомольные и хлебопекарные особенности селекционных и улучшенных сортов пшениц Союза. В кн.: Руководство к апробации селекционных сортов важнейших полевых культур РСФСР. Всесоюзн. инст. прикл. бот. и нов. культур, вып. 1, стр. 272—286.

Чинго-Чингас К. М. 1931. Мукомольные и хлебопекарные особенности сортов пшениц СССР. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Прилож. 46, стр. 1—455.

Шибаев П. Н. и А. И. Мурашев. 1933. Селекция на мукомольно-хлебопекарные качества зерна. Сельхозгиз. 80 стр.

Åkerman A. 1930. [Die Qualität des schwedischen Weizens und Versuche zur Varbesserung dieser durch Veredelung]. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift, Svalöv, Bd. 40, стр. 57—85.

Åkerman A. 1931. Ueber die Backfähigkeit schwedischer Weizensorten und die Möglichkeit ihrer Verbesserung durch Züchtung. Züchter, Jg. 3, Berlin, стр. 1—8.

Åkerman A. 1931. Weizenzüchtung auf Kornqualität. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 16, Berlin, стр. 523—536.

Alabouvette L. 1934. La qualité des blé cultivés en France et la problème de son amélioration. Annales agronomiques, 4 année, № 2, Paris, стр. 207—252.

André H. 1930. Les progrés de la culture du blé en Argentine. Appréciation de la valeur boulangère des nouveaux blés à grand rendement. Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de plantes, vol. 3, Versailles, стр. 251.

Berliner. 1933. Die Bedeutung indirekter Methoden für die Weizen- und Weizenmehlbewertung, dargestellt an der Kleberquellprüfung. Bericht über die Diskussionstagung. Sonderdruck Mühlenlaboratorium.

Bibliography of baking quality test (with particular reference to tests for small samples for use by wheat breeders). 1934. Imperial Bureau of Plant Genetics (for crops other than herbage). Cambridge, стр. 1—68.

Biffen R. H. 1908. On the inheritance of strength in wheat. Journal of Agricultural Science, vol. 3, London, стр. 86—101.

Boerger A. 1933. Umweltseinwirkungen auf die erblich bedingte Backfähigkeit einiger La Plata—Hochzuchtweizen. Züchter, Bd. 5, Berlin, стр. 145—156.

Boeuf F. 1928. Valeur meunière et boulangère des blés. Annales du Service Botanique de Tunisie, t. 5, Tunis, стр. 24—72.

Buchinger A. 1930. Vererbungsstudien über die Glasigkeit und Mehligkeit beim Weizen und deren Beziehungen zur Saugkraft. Fortschifte d. Landwirtschaft, Bd. 5, Berlin, стр. 131—132.

Engelke H. 1934. Die Göttinger Weizenqualitätsprüfungsmethode und ihre Bedeutung, für die Weizenqualitätszüchtung. Der Züchter, Jg. 6, Berlin, стр. 200—205.

Hoffman and Gärtner. 1925. Physico-chemical studies of protein. Colloid-Symposium. Monograph.

Holdefleiss P. 1933. Qualitätsproduktion, Qualitätszüchtung und Qualitätforschung in der deutschen Landwirtschaft. Kühn-Archiv, Bd. 38, Berlin, стр. 1—22.

Neumann M. P. 1924. Unsere Weizenzüchtung und die Backfähigkeit der Sorten. Beiträge zur Pflanzenzucht, H. 7, Berlin, стр. 1—7.

Neumann. 1929. Brotgetreide und Brot. 3 Aufl., P. Parey, Berlin, 567 стр.

Neumann M. P. und J. Strube. 1933. Weizenqualität und Kleberquellung. Wert der Methode. Berliner-Züchter, Bd. 5, Berlin, стр. 54—61.

Newman H. 1931. The breeding of spring wheat in Canada, with special reference to the inheritance of baking quality. Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de plantes, vol. 4, Versailles, стр. 269—279.

Pelschenke P. 1930. Beiträge zur Bestimmung der Backfähigkeit von Weizen und Weizenmehlen. Wissenschaftliches Archiv f. Landwirtschaft. Abt. A, Archiv für Pflanzenbau, Bd. 5, Berlin, стр. 108—151.
Pelschenke P. 1932. Beiträge zur Qualitätszüchtung des Weizens. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A. Pfanzenzüchtung, Bd. 18, Berlin, стр. 1—18.
Roemer T. 1933. Ziele und Wege der Weizenzüchtung. Bericht über die Diskussionstagung Weizen und Weizenmehlqualität, Universität Halle a S., 27 and 28 Jan., Hans Kunis, Leipzig, стр. 57—59.
Rosenstiel K. 1934. Weizenzüchtung. Naturwissenschaften, Jg. 22, стр. 274—276.
Saunders C. E. 1913. Production de variétés de blé de haute valeur boulangère. В кн.: IV Conférence Internationale de Cénétique (Paris, 1911), Comptes Rendus et Rapports, Masson et C—ie, Paris, стр. 290—300.
Schick R. 1930. Die Backfähigkeit der Weizen und ihre Verbesserung durch Züchtung. Züchter, Jg. 2, Berlin, стр. 72—80.
Vettel F. und P. Pelschenke. 1934. Können wir ertragreiche Qualitätsweizen züchten? Der Züchter, Jg. 6, Berlin, стр. 193—199.
Vilmorin J. de. 1930. Sur la valeur boulangère des blés. Bulletin de l'Association Internationale de Sélectionneurs de plantes, vol. 3, Versailles, стр. 201.
Vilmorin J. de, R. de Vilmorin et M. Chopin. 1929. La sélection des blés au point de vue de la valeur boulangère. Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France, t. 15, Paris, стр. 595—603.
Vilmorin Roger de. 1929. A propos de l'application de l'extensimétre à la sélection des blés. Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de plantes, vol. 2, Versailles, стр. 126—127.

Селекция на время созревания

(Скороспелость, позднеспелость, скрещивание озимых и яровых форм)

Басова А. П. 1933. Скороспелые пшеницы разных стран как исходный материал для селекционных работ. Соц. растениеводство, № 7, стр. стр. 117—128.
Вавилов Н. И. и Е. С. Кузнецова. 1921. О генетической природе озимых и яровых растений. Известия агрономического факультета Саратовского университета, вып. 1, 25 стр.
Кузнецова Е. С. 1929. Географическая изменчивость вегетационного периода культурных растений (по данным географических посевов 1923—1927 гг.). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 21, вып. 1, стр. 321—446.
Лысенко Т. Д. 1935. Теоретические основы яровизации. Госиздат, М—Л., 151 стр.
Лысенко Т. Д. и Д. А. Долгушин. 1934. Яровизацию на службу социалистическому хозяйству. С.-х. наука в СССР, стр. 96—114.
Лысенко Т. Д. и И. И. Презент. 1935. Селекция и теория стадийного развития растения. Сельхозгиз, М., 63 стр.
Florell V. H. 1925. Studies on the inheritance of earliness in wheat. Journal of Agricultural Research, vol. 29, № 7, стр. 333—347.
Newman L. H. 1933. The breeding of early-ripening varieties of spring wheat in Canada. Empire Journal of experimental Agriculture, vol. I, London, стр. 3—16.
Nilsson-Ehle H. 1917. Selection of spring wheat in Sweden. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift, Malmö, arg. 28, стр. 51—76. (Цит. по подробному реферату в «International Review of the Science and practice of Agriculture», Rome, 1920, стр. 1233—1236).
Stephens F. E. 1927. Inheritance of earliness in certain varieties of spring wheat. Repr. from the Jour. of the American Society of Agronomy, vol. 19, № 12, Dec. 1927, стр. 1060—1090.

Thompson W. P. 1919. The inheritance of earliness and lateness in wheat. Proceedings and Transactions of the Royal Society of Canada, vol. 3, Ottawa, стр. 143—162.

Thompson W. P. 1921. Earliness in wheat and its inheritance. Scientific Agriculture, vol. 1, № 5, стр. 193—199.

Селекция на засухоустойчивость

Болсунов И. И. и П. И. Оселедец. 1928. К методике изучения действия длительного завядания на сорта пшеницы. Тр. Научного инст. сел., вып. 4, Киев, стр. 47—62.

Вавилов Н. И. 1934. Опыт Северной Америки по орошению пшеницы и что можно из него заимствовать. (К проблеме ирригации Заволжья). Соц. растениеводство, № 11.

Васильев И. М. 1929. Исследования над засухоустойчивостью у пшениц. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 2, вып. 1, стр. 147—218.

(Колкунов В.). Kolkunow W. 1925. Einige Ergebnisse der Untersuchungen über Dürrewiderstandsfähigkeit der Kulturpflanzen. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, Bd. 10, Berlin, стр. 297—310.

Колкунов В. В. 1928. О наследственной передаче величины клеток. Тр. Научного инст. сел., т. 4, Киев, стр. 17—33.

Коломиец И. А. 1934. К вопросу о засухоустойчивости и объективных признаках ее у сортов яровой пшеницы. Докл. АН СССР, т. 2, № 2, стр. 109—115.

Красовская И. 1935. Физиологические основы и методы селекции на засухоустойчивость. Теорет. основы сел., т. I.

Литвинов Л. Ф. 1932. К вопросу об объективных признаках засухоустойчивости с.-х. злаков. Бот. журнал. т. 17, № 2, стр. 131—153.

Сапегин А. А. 1913. О так называемом анатомо-физиологическом методе селекции засухоустойчивых форм. Южнорусская сельскохоз. газ., № 4, стр. 6—9.

Удольская Н. 1934а. Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы. Докл. АН СССР, т. 1, № 9, стр. 583—589.

Draghetti A. 1927. Forme e limiti dello xerofitismo nel frumento (Le basi biologiche dell'aridocoltura). Forli, Valbonesi, стр. 1—311 (R. Stazione Agraria di Forli).

Heuser W. 1915. Die Bedeutung der Zellgrösse für die Pflanzenzüchtung. Inaug. Diss. Halle, стр. 1—95.

Heuser W. 1924—25. Anatomisch-morphologische Untersuchungen über den Bau der Blätter verschiedener Winterweizensorten. Pflanzenbau, Bd. 1, Berlin, стр. 309—314.

Kalé G. 1932. Recherches anatomiques, chimiques, physiologiques et génétiques sur *Triticum vulgare* Host et contribution à l'étude de l'échaudage. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie d'Agriculture de France, t. 18, Paris, стр. 383—385.

Scheibe A. 1927. Morphologisch-physiologische Untersuchungen über die Transpirationsverhältnisse bei der Gattung *Triticum* und deren Auswertung für Pflanzenzüchtung und Kulturpflanzenökologie. Angwandte Botanik, Bd. 9, Berlin, стр. 199—281.

Селекция на зимостойкость

Говоров Л. 1923. Природа различий озимых и яровых форм хлебных злаков в связи с вопросом зимостойкости озимей. Тр. по прикл. бот. и сел., т. 13, вып. 1, стр. 525—559.

Горлач А. А. 1930. Материалы по наследованию устойчивости к низким температурам у озимой пшеницы. Тр. Белоцерк. сел. станции, т. 5, вып. 2, стр. 3—28.

Журавлев М. 1929. Устойчивость сортов озимой пшеницы против вымерзания в условиях Западной Сибири. Пути сельск. хоз., № 10, стр. 47—57.

(Максимов Н.). Maximov N. 1930. L'état actuel de la question de la résistance des plantes au froid et des méthodes modernes de sa détermination. Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de plantes. Année 3, Versailles, стр. 95—106.

(Писарев В.). Pissarev V. 1931. Die Ausbreitung des Sommerweizens nach Norden. Pflanzenbau, Bd. 8, Berlin, стр. 141—147.

Салтыковский М. И. 1934а. Гибель озимых хлебов под ледяной коркой. Тр. по сел. Саратовской сел.-ген. станции, т. 1, стр. 57—81.

Салтыковский М. И. 1934б. Летняя гибель или бесплодие озимых хлебов. Тр. по сел. Саратовской сел.-ген. станции, т. 1, стр. 33—56.

Салтыковский М. И. 1934в. Методика изучения и испытания зимостойкости озимых хлебов в полевых условиях. Тр. по сел. Саратовской сел.-ген. станции, т. 1, стр. 5—32.

Туманов И. 1931. Зимостойкость растений. Сельхозгиз, М.—Л., стр. 1—118.

Åkerman A. 1927. Studien über den Kältefod und die Kälteresistenz der Pflanzen nebst Untersuchungen über die Winterfestigkeit des Weizens. Veroffentlichungen der Knut und Alice Wallenberg — Stiftung. 10, Lund, X + 232 стр.

Åkerman A. und H. Johansson. 1917. Beiträge zur Kenntniss der Kälteresistenz des Winterweizens. Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung, Bd. 5, Berlin, стр. 349—356.

Clark J. A., J. H. Martin and J. H. Parker. 1926. Comparative hardiness of winter wheat varieties. U. S. Department of Agriculture, Circular, № 378, Washington, стр. 1—19.

Fuchs W. H. 1932. Zur Prüfung der Kälteresistenz von Wintergetreide. Fortschritte d. Landwirtschaft, Jg. 7. Berlin, стр. 106—110.

Fuchs W. H. 1934. Beiträge zur Züchtung kältefester Winterweizen. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 19, Berlin, стр. 309—324.

Gassner G. 1929. Die experimentelle Bestimmung der Frosthärte von Getreidepflanzen. Züchter, Jg. 1, Berlin, стр. 257—264.

Gassner G. 1932. Methodik der Prüfung auf Winterfestigkeit bei Getreide und Nutzanwendung der Ergebnisse für die praktische Pflanzenzüchtung. Mitteilungen d. Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft, Bd. 47, Berlin, стр. 793—795.

Gassner G. und H. Rabien. 1931. Ueber die Durchführung der Frosthärteprüfungen von Getreidezuchtstämmen. Züchter, Jg. 3, Berlin, стр. 297—300.

Hayes H. K. and O. S. Aamodt. 1927. Inheritance of winter hardiness and growth habit in crosses of Marquis with Minhardi and Minturki wheats. Journal of Agricultural Research, vol. 35, Washington, стр. 223—236.

Nilsson-Ehle H. 1913. Zur Kenntniss der Erblichkeitsverhältnisse der Eigenschaft Winterfestigkeit beim Weizen. Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung, Bd. 1, Berlin, стр. 3—12.

Roemer Th., W. Rudorf und H. Lueg. 1928. Das Refractometer als Hilfsmittel zur Bestimmung der Winterfestigkeit bei Winterweizen. Fortschritte der Landwirtschaft, Bd. 3, Berlin, стр. 408—409.

Rosenquist. 1933. Winterhardiness in the first generation of several wheat crosses. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 25, Geneva, N. Y., стр. 528—533.

Quisenberry K. S. 1931. Inheritance of winter hardiness, growth habit and stem-rust reaction in crosses between Minhardi winter and H-44 spring wheat. U. S. Department of Agriculture, Technical Bulletin, № 218, Washington, стр. 1—45.

Quisenberry K. S. and J. A. Clark. 1929. Breeding hard red winter wheats for winter hardiness and high yields. U. S. Department of Agriculture, Technical Bulletin, 136, Washington, стр. 1—28.

Quisenberry K. S. and J. A. Clark. 1930. Hardiness and yield of winter wheat varieties. U. S. Department of Agriculture, Circular, № 141, Washington, стр. 31.

Salmon S. P. 1933. Resistance of varieties of winter wheat and rye to low temperature in relation to winter hardiness and adaptation. Kansas Agricultural Experiment Station, Technical Bulletin, 35, Manhattan, стр. 1—66.

Saulescu. 1931. Die Winterfestigkeit einiger F_1 Winterweizenbastarden. Der Züchter, Jg. 3, Berlin, стр. 300—304.

Селекция на отзывчивость к удобрению

Гребенников П. Е. и Т. А. Кружилин. 1931. К вопросу расовой отзывчивости озимых пшениц на фосфорно-кислые удобрения в условиях Новочеркасского района. Новочеркасск, стр. 20.

Заев П. 1933. Влияние кислования обыкновенного чернозема на урожай озимой ржи и пшеницы. Химизация соц. земледелия, № 5, стр. 44—49.

Удольская Н. Л. 1934б. К вопросу об изучении элементов минерального питания как факторов, изменяющих засухоустойчивость растений. Докл. АН СССР, т. 11, № 1, стр. 45—48.

Åkerman A. 1934. Kombinierte Sorten und Stickstoffdüngungsversuche mit Weizen und Hafer. Zeitschrift f. Pflanzenernährung, Teil B, Bd. 13, (Автореферат), Berlin, Sveriges Utsädesförenings Tidskrift, Svalöf, Avg. 44, H. 4/5.

Brown B. E. and W. H. Mac Inntire. 1910. A comparative study on the removal of nutrient substances from culture solutions by different wheat varieties. Annual Report of Pennsylvania State College, vol. 20, стр. 77.

Hudson P. 1934. English wheat varieties. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 19, Berlin, стр. 57—108.

Nilsson-Ehle H. 1931. Einige Versuche über das Verhalten und die Rentabilität verschiedener Varietäten bei erhöhter Stickstoffdüngung. Zeitschrift f. Pflanzenernährung, Bd. 10, Berlin, стр. 169—181.

Tavčar A. 1933. Mineralstoffentanthahme durch den Ernteertrag bei dem Winterweizensorten. Zeitschrift f. Züchtung. Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 18, Berlin, стр. 545—570.

Weigert J. und F. Fürst. 1929. Über die Verwertung steigender Stickstoffgaben durch verschiedene Sorten von Winterweizen. Zeitschrift f. Pflanzenernährung, Bd. 8, Berlin, стр. 265—303.

Селекция на неполегаемость и неосыпаемость

Draghetti A. 1921. Comparative studies of the resistance to lodging of several purebred wheat varieties. Stationi Sperimetali Agrarie Italiane, Modena, vol. 54, стр. 145—180.

Kraus C. 1908. Die Lagerung der Getreide. Entstehung und Verhütung mit besonderer Berüksichtigung der Züchtung auf Standfestigkeit. E. Ulmer, Stuttgart, 426 стр.

Kraus C. 1912. Die Standfestigkeit der Getreidehalms. Beiträge z. Pflanzenzucht, H. 2, Berlin, стр. 14—31.

Lewicki S. 1928. Shedding of grain as an inheritable character. Pamiętnik Państwowego, Instytutu Naukowego Gospodarstwa Wiejskiego w Pulawach, Krakow, vol. 9, стр. 19—31.

Lodging in cereals. 1931. Imperial Bureau of Plant Genetics, School of Agriculture. Cambridge. Напечатано на ротаторе.

Здесь дана библиография важнейшей новейшей литературы по полеганию, а также краткий реферат важнейших работ.

Raum H. 1932. Ueber die Halmlänge bei Weizen und Gerste mit Rücksicht auf die Halmfestigkeit. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Pflanzenzüchtung, Bd. 17, Berlin, стр. 397—412.

Studtmann G. 1928. Untersuchungen über die Standfestigkeit von Winter und Sommerweizensorten. Kühn-Archiv, Bd. 19, Berlin, стр. 66—131.

Willis M. A. 1925. An apparatus for testing the breaking strenght of straw. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 17, Geneva, N. Y., стр. 334—335.

Zade. 1920. Züchtung auf Halmfestigkeit. Fühlings landwirtschaftliche Zeitung, Jg. 69, Stuttgart, стр. 449—457.

Корреляция у пшениц

Вавилов Н. И. и О. В. Якушкина. 1912. Анатомическое исследование нескольких рас овса в связи с вопросом о соотношении физиологических свойств с анатомическими коэффициентами. Журнал опытной агрон., т. 13, стр. 830—861.

Сапегин А. А. и др. 1916. Гибридологический анализ сопряженных (коррелятивных) признаков пшеницы, 1. Зап. имп. Общ. с. х. Южной России, т. 86, кн. 2, стр. 455—544.

Филипченко Ю. А. 1926. Изменчивость количественных признаков у мягких пшениц. Изв. Бюро по ген. и евг., № 4, стр. 5—58.

Филипченко Ю. А. 1929. Изменчивость и методы ее изучения. 4-е изд., совершенно переработанное. Госиздат, Л., 275 стр.

Филипченко Ю. А. 1934. Генетика мягких пшениц. Издание посмертное, законченное Т. К. Лепиным. Сельколхозгиз, М., 262 стр.

Boshnakian S. 1922. The Genetics of squareheadedness and of density in wheat, and the relations of these to other characters. Cornell University Agricultural Experiment Station, Ithaca, N. Y., Memoir 53, стр. 801—882.

Fruwirth C. 1923. Handbuch der Landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Bd. 4. Hauptgetreidearten. 4. Aufl., P. Parey, Berlin, XVI + 483 стр. Глава о корреляции составлена E. Чермаком (стр. 140—161).

Stewart George. 1926. Correlated inheritance in wheat. Journal of Agricultural Research, vol. 33, Washington, стр. 1163—1192.

Thompson W. P. 1925. Correlation of characters in hybrids of *Triticum durum* and *Triticum vulgare*. Genetics, Menasha, Wisc., vol. 10, стр. 285—304.

Селекция пшеницы в отдельных странах

Соединенные Штаты Америки

Таланов В. В. 1931. Селекция, семеноводство и зерновое хозяйство в США и Канаде. Сельхозгиз, М.—Л., 232 стр.

Clark A., J. Martin and C. R. Ball. 1923. Classification of American wheat varieties. U. S. Department of Agriculture, Bulletin 1074, Washington, 235 стр.

Clark J. A. and Quisenberry. 1929. Distribution of the varieties and classes of wheat in the United States in 1929. U. S. Department of Agriculture, Circular 283, Washington, стр. 1—76.

Roemer Th. 1926. Beobachtungen auf dem Gebiete des Ackerbaues in den Vereinigten Staaten von Nordamerika. Berichte über Landwirtschaft, M. F., Sonderheft 4, Berlin, стр. 1—118.

Werner Ludewig. 1932. Die Anbauzonen des Weizens in den Vereinigten Staaten und die Methodik ihrer kartenmässigen Darstellung. Berichte über Landwirtschaft, M. F., Sonderheft 53, Berlin, стр. 1—103.
Yearbook of Agriculture. 1933. Wheat, Washington, стр. 139—170.

Канада

Писарев В. Е. 1925. Успехи селекции в Канаде, Тр. по прикл. бот. и сел., т. 14, вып. 5, стр. 91—102.
Таланов В. В. 1931. Селекция, семеноводство и зерновое хозяйство в США и Канаде. Сельхозгиз, М.—Л., 232 стр.
Buller R. 1919. Essays on wheat. Macmillan, Co, N. Y., 339 стр.
(Buller R.) Буллер Р. 1923. Пшеница в Канаде. Перевод под ред. Н. И. Вавилова. «Новая деревня», Л., 104 стр.
Canada as producer and exporter of wheat. 1925. Wheat studies of the Food Research Institute, Stanford University, California, H. 217—286.
Harrington J. 1933. Report of the Committee on the coordination of cereal variety zones in the prairie provinces. Scientific Agriculture, vol. 13, Ottawa, стр. 473—475.
Malloch J. G., W. F. Geddes, R. K. Larmour. 1932. The relative milling and baking quality of Western Canadian spring wheat varieties. Canadian Journal of Research, vol. 6, Ottawa, стр. 333—361.
Newman L. H. 1928. Classification of Canadian spring wheat varieties. Canadian Seed Growers Association, Plant Breeders Series, № 1, Ottawa, стр. 1—29.
Newman. 1931. The breeding of spring wheat in Canada, with special reference to the inheritance of baking quality. Bulletin de l'Association internationale des Sélectionneurs de plantes, vol. 4, Versailles, стр. 269—284.
Newman L. H. 1933. The breeding of early ripening varieties of spring wheat in Canada. Empire Journal of Experimental Agriculture, vol. 1, Oxford, стр. 3—16.
Краткая, но весьма содержательная статья, дающая обзор канадской селекции пшеницы.
Newman L. H. et G. O. Whiteside. 1927. Le blé Garnet. Nouvelle variété d'avenir de blé de printemps hatif. Ministère Fédéral de l'Agriculture, M. S. Bulletin, № 83, Canada, стр. 1—76.

Индия

Agricultural Research Institute (Pusa), Calcutta, Bulletin (71), стр. 1—26, с приложением библиографии по селекции пшеницы в Индии.
Краткое изложение всех основных достижений по селекции пшеницы в Индии за последние три десятилетия.
Howard A. and G. L. C. Howard. 1909. Wheat in India, its production, varieties and improvement. Calcutta, IX + 288 стр.
Howard A. and G. Howard. 1928. The improvement of Indian Wheat. A brief summary of the investigations carried out at Pusa from 1905 to 1924 including an account of the new Pusa hybrids.

Китай и Япония

Скворцов Б. В. 1927. Манчжурская пшеница. «Вестник Маньчжурии», № 4, стр. 47—57, № 5, стр. 44—55, Харбин.
Hosono Sigeo. 1935. Beitrag zur Kenntnis der chinesischen Landweizen. Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto Imperial University, № 34 (Genetical Series), № 4, Kyoto, Japan, 11 стр.

Japan as a producer and importer of wheat. 1930. Wheat studies of the Food Research Institute, Stanford University, vol. 61, California, стр. 351—378.
Shen Tsung Han (T. H. Shen). 1933. A comparison between 537 foreign wheat varieties and certain Chinese strains. College of Agriculture and Forestry. University of Nanking, Bulletin № 4 (N. S.), Nanking, стр. 1—45.
Shen T. H. 1934. Application of science to agriculture in China. Proceedings of the 5. Pacific Science Congress, 1933. The University of Toronto Press.

Северо-Западная Африка

Boeuf F. 1932. Le blé en Tunisie. Annales du Service Botanique et Agronomique de Tunisie, t. 8, Tunis, стр. 4—454.
Ducellier L. 1920. Les blés du Sahara. Alger. Bibliothèque du Colon du Nord de l'Afrique, стр. 1—56.
Ducellier L. 1929. Le Blé. Différentes sortes, pays producteurs. Bulletin de la Société des Agriculteurs d'Algérie, Alger.
Miège E. 1922. Études préliminaires sur les blés durs marocains. Paris, 128 стр.
Miège E. 1924. Sur les divers *Triticum* cultivés au Maroc. Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc, t. 4, Rabat—Paris, стр. 135—138.
Miège E. 1930. Les principales variétés de blé cultivés au Maroc. Imprim. Française, Casablanca, 35 стр.
Miège E. 1930. L'effort marocain pour l'amélioration des céréales. Agriculture Pratique des Pays Chauds. S. № 5, Paris, стр. 342—352.
Vilmorin Jacques de. 1931. Rapport général sur les céréales en France dans ses colonies et pays de mandat et protectorat. Exposition Coloniale Internationale, Paris, 85 стр.

Египет

Dudgeon G. C. and G. Bolland. 1916. Work in connection with Egyptian Wheat. Ministry of Agriculture of Egypt, Bulletin, 7, Cairo, стр. 1—9.
Seidemann A. 1932. Etat actuel et premiers résultats des travaux d'amélioration éxécutés en Egypte sur le coton et le blé, par le Dr. B. Kajanus. Bulletin de l'Union des Agriculteurs d'Egypte, année 30, Caire, стр. 65—74.

Аргентина

Backhouse W. O. y Vicento C. Brunini. 1925. Genetica del trigo. Ministerio de Agricultura de la Nacion, Secc. Propaganda e Informes. Buenos-Aires, Circ. 460.
Brinkmann Th. 1930. Entwicklungslinien und Entwicklungsmöglichkeiten der landwirtschaftlichen Erzeugung Argentiniens. Berichte über Lanwirtschaft, N. F., Bd. 13, Berlin.
Fischer G., S. Silvio & André H. Spangenberg. 1930. Los Cereales y Linos de Pedigree en la Agricultura Argentina. Buenos-Aires.
Klein Enrique. 1929. Catalogo 1929 del Criadero de Plantas Agricolas. Resena historica del Criadero. 1919—1929.
Mapa de las Regiones Trigueras. 1935. Republica Argentina, Ministerio de Agricultura de la Nacion.
Rudorf W. von. 1933. Die ökologischen Bedingungen des argentinischen Weizenbaus, mit besonderer Berücksichtitung der Sortenfrage und der Schaffung einheitlicher Exporttypen. Kühn-Archiv, Bd. 38, Berlin, стр. 46—83.
Soldati François. 1932. Le blé argentin. E. de Boccard, Paris, 228 стр.

Чили

Kalt B. 1934. Variedades de trigos cultivados en Chile. Boletin del Ministerio de Agricultura, vol. 3, Santiago, № 1.

Wunder B. 1929. Anfänge der Weizenzüchtung in Chile. Züchter, Jg. 1, Berlin, стр. 280—289.

Уругвай

Boerger A. 1921. Sieben La Plata-Jahre, P. Parey, Berlin, 447 стр.

В этой книге много внимания уделено селекции пшеницы в условиях Уругвая и Аргентины.

Boerger A. 1928. Observaciones sobre agricultura. Quince anos de trabajos fitotecnicos en el Uruguay, Montevideo, 580 стр.

Превосходный трактат об условиях земледелия в Уругвае и о результатах селекции пшеницы в местных условиях. Отчет за 15 лет работы автора, возглавляющего лучшую селекционную станцию Южной Америки. Эта работа освещает также условия земледелия и селекции в Аргентине.

Австралия

Classification and detailed description of some of the wheats of Australia. 1920. Commonwealth of Australia, Institute of Science and Industry, № 18, Melbourne, стр. 1—48.

Farer W. 1898. The making and improvement of wheats for Australian conditions. Agricultural Gazette of New South Wales, vol. 9, стр. 131—168, 241—250.

Guthrie F. B. 1914. Wheat improvement in Australia. Dept. of Agriculture of New South Wales, Scientific Bulletin, 11, Sydney, стр. 1—31.

McMillan J. R. A. 1933. Varieties of wheat in Australia. A catalogue with pedigres or source and a genealogical chart showing the relationships of the more important varieties. Bulletin of the Council of Scientific and Industrial Research, № 72, Melbourne, стр. 1—28.

Scott R. C. 1932. Wheat varieties in South Australia. Journal of the Department of Agriculture of South Australia, vol. 36, Adelaide, стр. 266—275.

Spafford W. G. 1930. The importance of cross-bred wheats to South Australia. Journal of the Department of Agriculture of South Australia, vol. 34, Adelaide, стр. 343—345.

Wenholz H. 1930. Plant-breeding in New South Wales. Third year of progress. Dept. of Agriculture of New South Wales, Scientific Bulletin, 35, Sydney, стр. 1.

Англия

Biffen R. H. and F. I. Engledow. 1926. Wheat breeding investigations. Ministry of Agriculture and Fisheries, Research Monograph, 4, London, стр. 1—114.

Le Couteur J. 1836. On the varieties, properties and classification of wheat. Jersey.

Percival J. 1934. Wheat in Great Britain. Reading.

Обстоятельное описание сортов пшеницы Англии с краткой историей селекции.

Shireff Patrick. 1873. Improvement of the cereals and an essay on the wheat-fly. Edinburgh and London.

Болгария

Даскаловъ Хр. 1931. Изследования върху мразоустойчивостьта еа бъгарскитѣ пшеници. Държавна Земледѣлска Опитна Станция въ Садово. № 22, Садово, стр. 1—47.

Ивановъ И. 1927. Твърдата пшеница в Българие (*Tr. durum*). Годишник на Софийския Университетъ, V, Агрономически Факултетъ, 5 (1926—27), София, стр. 97—178.

Костовъ Д. 1932. Експериментално добидане на растение съ нови белези. (Experimentelle Erzeugung der Pflanzen mit neuen Merkmalen). Годишникъ на Софийския Университетъ, V, Агрономически Факултетъ, 10 (1931—32), София, стр. 64—81.

Малковъ К. 1906. Описание на мѣстнитѣ зимни пшеници. Трудове на Държавната Земледѣлска Опитна Станция въ Садово, № 1, Пловдивъ, стр. 1—18.

Proytchoff G. 1929. Le froment et son amélioration en Bulgarie. Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de plantes, vol. 2, Versailles, стр. 49—52.

Румыния

Andronescu D. I. 1930. Roumanian wheat. Ministry of Agriculture and Dominion. Bucarest.

Saulescu N. 1930. Pflanzenzüchtung in Rumänien. Züchter, Jg. 2, Berlin, стр. 22—30.

Венгрия

Pap Endre. 1930. Die Ungarische Pflanzenzüchtung Züchter, Jg. 2, Berlin, стр. 238—244.

Seed Production and seed trade in Hungary. 1930. В кн.: IV International Congress of the Seed Trade, Budapest.

Италия

Azzi Girolamo. 1922. Il clima del grano in Italia. Nuovi Annali del Ministero per l'Agricoltura, anno 2, Roma, стр. 453—625.

Замечательная работа в методологическом отношении и для изучения условий культуры пшеницы в Италии и итальянских сортов пшеницы.

De Cillis E. 1927. I grani d'Italia. Sindicato nazionale del tecnici agricoli fascisti, Roma, 174 стр.

Обзор сортов пшеницы Италии, их распределения на территории (с картами) и условий культуры.

Голландия

Broekema C. 1928. La productions de semences améliorées en Hollande. Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de plantes, vol. 3, Versaille. стр. 48—59.

Германия

Hillman P. 1910. Die deutsche landwirtschaftliche Pflanzenzüchtung. Arbeiten d. Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft, H. 168, Berlin, XXXVI+603+10 стр.

Voss J. 1933. Morphologie und Gruppierung der deutschen Weizensorten. Beschreibende Sortenkunde von *Triticum vulgare*. Mitteilungen der Biologischen Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, H. 45, Berlin, стр. 1—112.

25 Jahre Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht e. v. 1908—1933. Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht. Kühn-Archiv, 1933, Berlin, 462 стр.

Сборник статей, посвященных 50-летнему юбилею Dr. Th. Roemer. Здесь дан обстоятельный очерк работ селекционного института в Галле.

Чехословакия

Chmelar Fr. 1927. Die Tschechoslowakischen gezüchteten Sorten von Winterweizen und deren Einteilung. Vestnik Ceskoslovenské Akademie Zemedelské, Praha, стр. 425—431.

Enquête scientifique sur l'augmentation de la production et de qualité du blé en Tschéchoslovaquie. 1927. Vestnik Ceskoslovenské Akademie Zemedelské, Praha, стр. 387—496.

Sladky A. 1932. Prakticke ?kousky jakosti csl. uslechtilych psenic ceskoslovenskych. (Praktische Qualitätsprüfungen der tschekoslowakischen Weizenzuchtsorten). Ceskoslovensky Zemidelec, vol. 14, Phara, стр. 513—515.

Португалия

Joao de Carvalho e Vasconcelos. 1933. Trigas portogueses. Bolletim de Agriculture, Ano I, Lisboa, стр. 1—150.

Испания

Gascon Jose. 1934. Agricultura espanola. Direccion General de Agricultura. Servicio de publicaciones agricolas. Madrid, 618 стр.

Франция

Шлиппе П. Ф. 1930. История фирмы Вильморен. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 22, вып. 5, стр. 571—623.

В конце статьи дана подробная библиография литературы, посвященной фирме Вильморенов, в которой приводится много данных по истории селекции пшеницы во Франции.

Brétignière L. 1912. Essai sur la répartition des variétés de blé en France. Journal d'Agriculture Pratique, Paris, t. I.

Le Programme de l'amélioration des variétés de blé de l'Institut des recherches agronomiques. 1927. Journal d'Agriculture Pratique, t. 47, Paris, стр. 109—110.

Страны Скандинавии

(Швеция, Норвегия, Финляндия и Дания)

Писарев В. Е. 1927. Современное состояние селекции в Скандинавских странах. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 17, вып. 4, стр. 3—134.

Писарева А. В. 1928. Яровые пшеницы Финляндии. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 19, вып. 1, стр. 519—550.

Åkerman A. 1933. Nagra aktuella spörjsmäl rörande vete odlingen i Skäne. (Questions of current interest on wheat cultivation in Scania). Skansk Jordbruktidskrift, № 30, стр. 477—483; № 31, стр. 493—496, Malmö.

Gizbert W. 1930. Sur l'organisation de l'amélioration des plantes et de l'expérimentation agricole au Danemark. Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs des plantes, vol. 3, Versailles, стр. 117.

Neuman L. 1912. Plantbreeding in Scandinavia. Canadian Building, Ottawa, 193 стр.

Nilsson-Ehle H. 1913. Sur les travaux de sélection du froment et de l'avoine, exécutés à Svalöf 1900—1912. Bulletin Mensual des Renseignement Agricoles et des Maladies de Plantes, Année 4. стр. 861—870.

Nilsson-Ehle H. 1913. Ueber die Winterweizenarbeiten in Svalöf in den Jahren 1900—1912. Beiträge zur Pflanzenzucht, Hf. 3, Berlin, стр. 62—88.

Nilsson-Ehle H. 1917. Selection of spring wheat in Sweden. International Review of the Science and Practice of Agriculture, vol. 8, Rome, стр. 1233—1236.

(Nilsson-Ehle H.) Нильссон Г. 1918. Селекция растений в Швеции. Перевод В. Талановой. Тр. по прикл. бот. и сел., стр. 1—18.

Nilsson-Ehle H. 1927. La culture du blé dans les régions à blé septentrionales. В кн.: Conférence Internationale du Blé. Institut International d'Agriculture, Rome, стр. 1—5.

Pesola V. 1932. Valtion Maatalouskoetoiminnan Julkaisuja. (Die Weizenzüchtung der landwirtschaftlichen Versuchsanstalt Finlands. Abt. für Pflanzenzüchtung und ihre Ergebnisse), № 43, Helsinki, стр. 1—118.

Pesola V. 1934. Ueber die Winterfestigkeit der Winterweizensorten. Die Staatliche landwirtschaftliche Versuchstätigkeit. Veröffentlichung. № 65, Helsinki, 36 стр.

Sonne Chr. 1931. Planteavlens udvikling i Danmark i den nyere Tid (Die Entwicklung der Pflanzenzucht Dänemarks in den letzten Jahren). Tidsskrift for Landekonomi, H. 12, Copenhagen, стр. 685—705.

СССР

Мейстер Г. К. 1929. Перспективы селекции озимой пшеницы (Саратовская областная станция). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Прилож. 34, стр. 293—313.

Мейстер Г. К. 1931. Селекция озимой пшеницы и ее результаты. Соц. зерн. хоз., № 1, стр. 25—28.

Писарев В. Е. 1928. Прикладная ботаника и селекция. С.-х. опытное дело РСФСР в 1917—1927 гг. Гос. инст. опытной агрономии.

Писарев В. Е. 1932. Успехи селекции в Союзе ССР к XV годовщине Октябрьской революции. Соц. растениеводство, № 4, стр. 115—146.

Писарев В. Е. 1935. Селекция твердой пшеницы для нечерноземной полосы. Зап. Всесоюзн. коммунист. с.-х. унив., стр. 7—22.

Пруцкова М. Г. 1934. Селекция зерновых хлебов. В кн.: Сельскохозяйственная наука в СССР. Сельхозгиз, М.—Л., стр. 73—84.

Сапегин А. А. 1919. Селекционные работы с озимой пшеницей в 1917—1918 гг. Тр. Одесской с.-х. сел. станции, стр. 1—9.

Сапегин А. А. 1934. Селекция полевых растений. В кн.: Сельскохозяйственная наука в СССР. Сельхозгиз, М.—Л., стр. 47—57.

Районирование сортов зерновых культур. 1935. Изд. ВИР, Л.

Труды селекционных станций, указанных в обзоре селекции.

(Фляксбергер К.) Flaksberger C. 1929. Les blés de l'USSR. Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneures de plantes, vol. 2, Versailles, стр. 17—36.



УЧЕНИЕ ОБ ИММУНИТЕТЕ РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ

(ПРИМЕНИТЕЛЬНО К ЗАПРОСАМ СЕЛЕКЦИИ) [1]

ВВЕДЕНИЕ

Под иммунитетом разумеется невосприимчивость организма к заболеваниям. В отношении паразитических инфекций иммунитет определяется невозможностью для паразита, вызывающего болезнь, развиваться нормально в организме невосприимчивого растения.

Среди мер защиты растений от разнообразных заболеваний, вызываемых паразитическими гибридами, бактериями, вирусами, а также различными насекомыми, наиболее радикальным средством борьбы является введение в культуру иммунных сортов или создание таковых путем скрещивания. В отношении хлебных злаков, занимающих три четверти всей посевной территории, замена восприимчивых сортов устойчивыми формами по существу является наиболее доступным способом в борьбе с такими инфекциями, как ржавчина, мучнистая роса, пыльная головня пшеницы, различные фузариозы, пятнистости. Но даже в отношении интенсивных культур, как виноград, плодовые деревья, допускающих значительные затраты на инсектисиды и фунгисиды, все же наиболее радикальным путем борьбы с болезнями является введение в культуру иммунных сортов.

В 1919 г. в книге «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям» автор этой статьи попытался подытожить тогдашнее состояние знаний, включив в него результаты личных исследований.

Количественный рост знаний в области растительного иммунитета с того времени идет в геометрической прогрессии. Сравнительно полно охваченная мировая литература по иммунитету растений в 1919 г. не превышала 200 работ, из которых значительная часть к тому же лишь мимоходом затрагивала вопросы иммунитета.

К настоящему времени число работ по иммунитету растений достигает 4000. Только в одном американском журнале «Phytopatology» с 1918 по 1934 г. опубликовано более 300 работ по иммунитету. За истекшие 15 лет вопросы иммунитета привлекали широкое внимание, в особенности в США, Канаде, Германии, Англии, Франции, Швейцарии, Швеции,

Аргентине и Италии. Выдвинуты новые разделы, на которых за последние 20 лет концентрируется внимание фитопатологов, селекционеров, генетиков и отчасти физиологов. Выдвинуты новые главы в учении об иммунитете. Выросло целое учение о вирусных болезнях у растений, значение которых растет с каждым годом, хотя биологическая природа их, вследствие недоступности микроскопу и прохождения через фильтр, остается не вполне ясной. У нескольких сот растений обнаружены вирусные болезни. Решительным методом борьбы с вирусными болезнями является селекция иммунных сортов. Диссоциировалось понятие о паразитических видах грибов и бактерий. Исследователь подошел к формообразованию паразитических грибов и бактерий. Фитопатология приступила к дифференциальному изучению взаимоотношений условий среды и восприимчивости к различным заболеваниям. Обширные работы проведены по генетике иммунитета. Большое внимание привлек вопрос о приобретенном иммунитете у растений. Исследование пошло вширь и вглубь. Значение этой области растет с каждым днем. Если еще в 1915 г. даже акад. С. Г. Навашин высказывал сомнение в практической реальности явлений иммунитета растений, ссылаясь на исключительную приспособляемость и пластичность паразитических грибов, то ныне факт сортовых различий по устойчивости является бесспорным, больше того, он положен в основу государственных мероприятий по борьбе с болезнями. Селекционеру почти с каждым растением приходится иметь дело с наследственными сортовыми различиями в отношении тех или иных бактериальных, вирусных, грибных заболеваний, а также в смысле различий их по стойкости к поражению различными насекомыми. Сортовые различия по иммунитету широко используются для гибридизации. Константность иммунитета для многих растений доказана, например, для однозернянок, двузернянок и твердых пшениц за большой промежуток времени, определяемый десятками и даже сотнями лет.

Огромный фактический материал, специфичность области взаимоотношений растения-хозяина и паразита, своеобразная экспериментальная методика в этой области дают все основания к выделению особого раздела ботанической науки — «фитоиммунологии», или «иммунологии растений».

Из новейших крупных сводок по иммунитету растений, кроме статьи Мольца (Molz, 1917), укажем весьма полезную сводку рефератов о взаимоотношениях паразитов растений-хозяев, составленную А. Циммерманном в 1925 и 1927 гг. (Zimmermann, 1925—1927), охватывающую литературу по *Erysiphaceae* и *Uredineae, Sclerotinia, Monilia* и *Botrytis*, с особенным вниманием к роли среды, природе иммунитета, с обширной библиографией. Отметим книгу французского исследователя Нобекура «Материал к изучению иммунитета растений» (Nobécourt, 1927),

представляющую обстоятельную сводку, в особенности по приобретенному иммунитету, а также книгу итальянских авторов Карбоне и Арнауди «Иммунитет растений» (Carbone e Arnaudi, 1930). Эта последняя сводка также преимущественно посвящена вопросу приобретенного иммунитета. Адольфом Мюллером опубликована критическая сводка и результаты оригинального исследования по применению химических инъекций у растений (Müller, 1926). Весьма обстоятельная сводка данных о природе устойчивости к паразитическим грибам и о взаимоотношении среды и иммунитета дана в книге Фишера и Гэйманна (Fischer u. Gäumann, 1929). Обстоятельный критический этюд современного состояния учения о приобретенном и физиологическом иммунитете у растений составлен К. Честером (Chester, 1933). Датским генетиком Х. Хансеном (Hansen, 1934) составлена весьма ценная критическая литературная сводка по генетике иммунитета растений к заболеваниям, вызываемым грибами, бактериями и вирусами. Ценные сводки сделаны по вирусным болезням (см., например: Smith, 1933; Künkel, 1928). Остальная обширная оригинальная литература сосредоточена главным образом в журнальных статьях, как фитопатологических, селекционных, так и в общих агрономических. Помимо этого, нужно указать обширную литературу, разбросанную по бюллетеням опытных станций.* К сожалению, больших всесторонних критических сводок по общей проблеме иммунитета растений, особенно под углом зрения, интересующим селекционера, за последнее время не появилось.

Задачей настоящего очерка является попытка дать краткий обзор всех разделов современного состояния учения об иммунитете применительно к запросам селекции. Остановимся прежде всего на природе иммунитета.

---

* Наиболее важными периодическими изданиями, уделяющими большое внимание вопросам иммунитета растений, являются следующие: в США — Phytopathology (Lancaster, Pa.), Journal of the American Society of Agronomy (Geneva, N. Y.), Journal of Agricultural Research (Washington, D. C.), бюллетени Департамента земледелия США (U. S. Department of Agriculture, Washington, D. C.) и опытных станций в штатах Миннесота, Канзас, Вашингтоне, Северной Дакоте и др.; в Германии — Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten (Stuttgart), Phytopathologische Zeitschrift (Berlin), Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, Abt. 2 (Jena), Zeitschrift für Züchtung, Reihe A: Pflanzenzüchtung (Berlin), Der Züchter (Berlin), Arbeiten der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft (Berlin); в Англии — Annals of Applied Biology (London), Annals of Botany (London); в Канаде — Scientific Agriculture (Ottawa), Canadian Journal of Research (Ottawa). Новейшие работы по иммунитету растений реферируются наиболее регулярно в: Review of Applied Mycology (Kew, England), Experiment Station Record (Washington, D. C.), Biological Abstracts (Philadelphia, Pa.), Review of Applied Entomology, Series A.: Agricultural (London); кроме того, библиография главнейшей текущей литературы приводится в издании: Bibliographie der Pflanzenschützliteratur (Berlin).

ПРИРОДА ИММУНИТЕТА

Исследования на разных объектах в отношении разных заболеваний выявили многообразие типов сортовой и видовой устойчивости растений к инфекционным заболеваниям. Новейшие данные показали еще более ясно сложность природы иммунитета растений и невозможность свести ее к единой физиологической или биологической причине. В основном приходится так же, как у животных, выделять по-прежнему две основные категории иммунитета, с одной стороны — естественный, или врожденный, иммунитет, с другой стороны — иммунитет приобретенный, искусственно вызванный.

В отличие от животных и человека у растений основное значение имеет естественный иммунитет.

ПРИОБРЕТЕННЫЙ ИММУНИТЕТ

Приобретенный иммунитет, имеющий решающее значение в защите организма у животных и человека, у растений имеет ограниченное применение. Некоторые весьма компетентные авторы, как например известный английский физиолог и патолог растений В. Блэкман (V. Blackman), на основании анатомических и физиологических особенностей растений отрицают практическую применимость приобретенного иммунитета у растений. Учитывая коллоидальную природу антител, Блэкман отрицает возможность серотерапии и серопрофилактики у растений, так как благодаря особенности передвижения веществ в растении в отличие от кровеносной системы животных антитела, если таковые и выделяются, то, как коллоидные вещества, не могут проникать во все части растительного организма. В «Принципах растительной патологии» — обстоятельном трактате по общей растительной патологии — Овенс (Owens, 1928) по вопросу об искусственной иммунизации растений пишет следующее: «Заметного прогресса в этом направлении нет, и сомнительно даже, будет ли он когда-либо в отношении растений, как это имеет место применительно к животному царству. Структура растений так отлична от животной, в особенности в отношении сообщающейся системы, что кажется маловероятным, чтобы когда-либо были достигнуты успехи в этом направлении» (стр. 125).

Отрицать теоретически возможность и наличие приобретенного иммунитета у растений, однако, не приходится. Еще в начале XX в. Ноэль Бернар (Bernard, 1909) установил определенно, что орхидеи после заражения их паразитическими грибами (*Rhizoctonia*) противостоят повторным заражениям, т. е. приобретают иммунитет.

Начиная с 1900 г. делаются попытки вызвать искусственно иммунитет у растений путем заражения их вирулентными и ослабленными куль-

турами патогенных организмов или путем инъекции продуктов бактериального метаморфоза и экстрактов из паразитов. Бовери и Рай (Beauverie a. Ray) еще в 1901 г. применили вакцинацию растений бегонии, овса, фасоли и люпина ослабленной культурой грибов бактерий, а также экстрактами из культур и получили положительные результаты. Гильтнер и Штёрмер (Hiltner u. Störmer, 1903) указали, что бобовые, зараженные вирулентной расой клубеньковой бактерии, не могут быть заражены менее вирулентной расой.

В последние годы снова поднимается интерес к этой области и опубликовывается ряд крупных исследований, в общем подтверждающих установки Бернара, Бовери и Рая. В 1930 г. вопрос о приобретенном иммунитете у растений был выдвинут на Международном съезде микробиологов в ряде докладов (Carbone, Kostoff и др.).

В Италии Дзоя (Zoya, 1925) выращивала пшеницу в водном экстракте пятнистости (*Helmintosporium sativum*) и нашла, что вакцинированные растения оказались более стойкими, чем контрольные. Иммунитет сохранялся около месяца после инфекции. Вакцина еще была действенна после выдержки при температуре 50—55° С. При кипячении она разрушалась.

Во Франции Нобекур провел большие исследования с вакцинацией грибом *Botrytis cinerea* и пришел также к положительным результатам. Фасоль им высаживалась в землю, поливавшуюся жидкостью, на которой предварительно выращивался гриб; выросшие на этой земле растения заражались затем искусственно этим же грибом. В то время как контрольные растения на обычной, не поливавшейся грибной жидкостью почве погибли от заражения, опытные растения, выросшие на поливавшейся грибной культурой почве, остались здоровыми.

Арнауди нашел, что побеги герани (*Pelargonium zonale*), зараженные *Bacillus tumefaciens*, не поражаются второй раз этой бактерией на расстоянии 3—4 см от опухоли.

Зиден и Тришман (Sieden u. Trieschmann, 1926) провели интересные опыты по созданию иммунитета у картофеля против рака (*Synchitrium endobioticum*). Они вводили в клубни картофеля экстракт из клубней, больных раком. Вакцинированные клубни сажались в почву, зараженную этим грибом. В результате вакцинированные клубни дали большой урожай здоровых клубней, в то время как контрольные, невакцинированные клубни дали растения, сильно пораженные раком.

Итальянские исследователи Карбоне и Арнауди провели большое число опытов по иммунизации растений против различных патогенных организмов путем воздействия на них ослабленными культурами или экстрактами из микроорганизмов. Их опыты, так же как старые работы Бовери и Рая и новейшие исследования Нобекура, Брауна, Херша и Дзоя, показали, что вакцинация вызывает усиление или образование

заново иммунитета у растения. Карбоне и Арнауди в обширной монографии, опубликованной в 1930 г., дали сводку этих опытов. Вообще школа Карбоне в Милане особенно много работает в последнее время в этом направлении.

В общем, многочисленные результаты активной иммунизации растений путем вакцинации как ослабленными культурами паразитических грибов и бактерий, так и экстрактами паразитов обнаружили положительное действие в смысле повышения устойчивости. Срок действия вакцинации варьировал по отдельным опытам, но в целом не был продолжительным. Природа такого рода иммунизации пока изучена мало. Карбоне, так же как и другие авторы, аналогизирует ее с явлениями зооиммунологии.

В СССР в этой области работа началась в последние годы в Микробиологическом институте (К. А. Фриде и А. В. Каляев, А. Т. Кравченко, Н. И. Смирнова) и в Украинском институте защиты растений (В. Л. Рыжков). При вакцинации фасоли путем прибавления к водной культуре или к почве фильтрата из-под месячной бульонной культуры гриба Toile им удалось усилить устойчивость к последующей инфекции. Вакцинированная фасоль выживала в среднем в количестве 42.2% растений, контрольная (невакцинированная) — только 4.3%. Анатомическое исследование обнаружило у вакцинированных растений усиленное развитие камбия, протоксилемы и перицикла.

Особенно убедительны новейшие исследования, относящиеся к вирусным болезням, косвенным образом затрагивающие проблему приобретенного иммунитета у растений.

Прайс в известном Физиологическом институте Бойс Томсона около Нью-Йорка установил любопытные факты с вирусной кольцевой пятнистостью табака. Если заражать виды табака этой болезнью, то они, как правило, сильно заражаются, но позднее, с возрастом, постепенно выздоравливают. Листья, образующиеся на поздних стадиях развития, свободны от болезней. Прайс (Price, 1932) показал, что заражение вирусом листьев таких растений в верхних ярусах не дает эффекта. Если даже срезать черенки и брать их от здоровых частей, то при вегетативном размножении они остаются здоровыми при заражении; контрольные же растения сильно заболевают в тех же условиях.

Другие исследователи также отмечают, что старые, вполне развитые листья не поражаются вирусами, хотя эти листья и могут быть носителями вирусов. Исследования Прайса, конечно, лишь косвенно затрагивают явление приобретенного иммунитета, по существу же они не доказывают еще наличия такового у растений.

Тунг (Thung, 1931) нашел, что смесь вируса обыкновенной мозаичной табачной болезни (Johnson virus 1) поровну с вирусом белой мозаичной болезни (Johnson virus 6) вызывает у зараженных растений табака

симптомы и той и другой болезни, исчезающие с возрастом растения. Если заразить табак белой мозаичной болезнью и затем заражать обыкновенной мозаикой, то вторая болезнь не развивается. То же самое будет и в обратном порядке. Другими словами, наличие того или иного вируса в тканях растения предохраняет от заражения другим вирусом.

Известный английский знаток картофеля Саламан (Salaman, 1933) установил то же явление в отношении вирулентных и слабых рас картофельного вируса X, найдя, что растения табака или дурмана, уже зараженные слабой расой вируса X, не заражаются, если их инфицировать вирулентной расой вируса X.

Вопрос об антителах, т. е. соединениях белковой природы у растений, вырабатываемых активно при заражении, по аналогии с тем, что имеет место у животных, привлек особенное внимание. Ему посвящен ряд работ последнего времени (см. Silberschmidt, Chester, Whitaker, Kostoff, Carbone, Arnaudi и др.). Цитологическая картина взаимоотношений паразитических грибов и тканей растений-хозяев, симбиотические явления, обычные в отношениях между грибами и клетками растений-хозяев, на которых остановимся в следующей главе, свидетельствуют о вероятности выделения клетками растений специфических соединений — антител, антитоксинов. Об этом косвенно свидетельствуют приведенные выше опыты с проявлением иммунитета растений при повторном заражении одним и тем же паразитом. Мысль о выделении антител клетками растений в борьбе с паразитическими грибами высказал еще Маршалл Уорд (Marshall Ward) в начале XX столетия.

Д-р Д. Костов, работая с прививками многочисленных видов и родов пасленовых (*Solanaceae*), нашел, что повторная прививка на том же подвое другого, ранее привитого, вида не удается, хотя первый раз она удавалась без особых затруднений. Дальнейшее исследование химизма привоя и подвоя таких отдаленных прививок с применением метода преципитиновых реакций, заимствованных из зооиммунологии, привело Д. Костова к установлению у них в тканях вблизи места срастания соединений, напоминающих антитела у животных: агглютинины, лизины и преципитины. Путем «кольцевых реакций» и путем еще более тонкого нефелометрического метода он подошел к установлению «преципитинов» у подвоя и привоя, а также взаимного литического действия (растворения) веществ подвоя и привоя при помощи «лизиновых колец» и метода нингидринного диализа, состоящего в колориметрическом определении количества белковых веществ до и после растворения. Преципитиновые реакции привели Д. Костова к заключению, что в некоторых из его прививок способность образовывать преципитины и лизины в подвое в отношении тканей подвоя и обратно в привое явно увеличилась в результате прививки и что это нарастание было особенно выражено около места прививки и ослабевало по мере отхождения. Оно возрастало через месяц

после прививки и проявляло иногда специфичность. Образование антител обнаружилось после прививок, что д-р Костов объясняет определенно проявлением приобретенного иммунитета. Внешне реакция из выжимок тканей растений привоя и подвоя около места срастания соответствовала проявлению агглютинации (склеиванию), осаждению (действию преципитинов), растворению (действию лизинов).

Эти данные рассматриваются Д. Костовым и рядом других авторов как особенно убедительно доказавшие существование приобретенного иммунитета у растений и образование клетками растений антител. Все же д-р Костов воздерживается от термина «серологические реакции», тем самым признавая неидентичность явлений приобретенного иммунитета растений и животных.

Зильбершмидт (Silberschmidt, 1931a, 1931b) в работе, посвященной исследованиям Д. Костова, считает доказанной иммунологическую природу явлений при гетерогенной прививке. Дальнейшие исследования Зильбершмидта, однако, скорее привели к отрицательным выводам (Silberschmidt, 1932). Многочисленные опыты показали неспецифичность приобретенных преципитинов, что имело, впрочем, место и во многих опытах самого Костова (Kostoff, 1929). Только в отдельных случаях его результаты совпали с данными опытов Костова. В работе, опубликованной в 1932 г., Зильбершмидт отрицает иммунизацию привоя подвоем как общее явление, хотя надо отметить, что он изменил метод Костова, применяя вместо дистиллированной воды раствор KCL.

Выводы Костова и Зильбершмидта и отчасти и их экспериментальные данные подверглись серьезной ревизии со стороны американских исследователей Уайтекера и Честера. Не отрицая теоретически возможности образования антител в случаях паразитизма, эти авторы указывают на неприменимость к растениям обычных серологических методов, заимствованных из зооиммунологии.

Присутствие токсинов, неблагоприятных отношений pH, отсутствие соответствующих питательных солей, все это и многое другое, не имеющее отношения к собственно иммунологии, выявляет те или другие реакции у растения. Исследователь растительного иммунитета, имея дело с выжимками сока или мацерированными водой и физиологическими растворами солей тканями, получает не выделенные антитела, а сложную разрушенную или измененную субстанцию, мало сходную с живой клеткой. Вещества, изолированные в клетке, с ее сложной структурой, соединяются при разрушении оболочек и растирании и претерпевают глубочайшие непоправимые изменения.

Повторив в значительном масштабе и с дополнительными комбинациями опытов работу Костова и Зильбершмидта, поддерживающего взгляды Костова, Честер и Уайтекер пришли к выводу, что преципитиновая реакция у *Solanaceae* по существу не имеет иммунологического

характера, она часто не связана с белковыми соединениями. «Кольцевая реакция», внешне характерная для проявления действия преципитинов в зооиммунологии, на основе которой Костов пришел к выводу о растительных преципитинах, получалась Честером и Уайтекером в экстрактах, не связанных с проявлением иммунитета. Преципитины и вообще антитела, установленные Костовым, по мнению Уайтекера и Честера, не являются по существу таковыми, не имеют отношения к приобретенному иммунитету и могут быть названы псевдоантителами, псевдопреципитинами. В общем Честер и Уайтекер не подтвердили образования настоящих преципитинов, связанных с иммунитетом в результате гетерогенной прививки у растений, и более того, в их опытах не подтвердился и самый факт образования приобретенного иммунитета в результате прививок (Chester, 1933). Получавшиеся осадки — «псевдопреципитины» в большинстве случаев оказались выпадением солей щавелевокислого кальция. Поэтому выводы Костова представляются Честеру и Уайтекеру неубедительными для того, чтобы делать заключения о природе задерживающих веществ. Они считают необходимым более тщательный анализ явлений. Заметим, что Уайтекер и Честер (Whitaker a. Chester, 1933) применяли в их исследованиях несколько иной метод, чем Костов. В то время как последний применял свежий зеленый материал, вышеупомянутые авторы употребляли сухой размельченный растительный материал. Фостер и Эвери (Foster a. Avery, 1933) подвергли критике метод Честера, указывая, что при высыхании многие белки непоправимо свертываются.

О. Мориц в приложении к книге Н. П. Кренке (1933) сообщает, что новейшие данные Зильбершмидта (Silberschmidt, 1933), равно как Ботанического института в Киле, где работает сам Мориц, не подтвердили выводов Костова. Подробного отчета о последних исследованиях пока не опубликовано.

Методика животной серологии, по мнению Честера, вряд ли приложима полностью к изучению растительного иммунитета. Наличие у животных кровеносной системы делает у них изучение антител неизмеримо более доступным, чем у растений. Живая растительная клетка, по его мнению, может производить, и, вероятно, производит, антитела, как и у животных организмов, но у растений эти вещества не аккумулируются вне клеток и не переносятся, как у животных, в крови, где они легко могут быть обнаружены. Судить по выжимкам из убитых клеток о специфических веществах, вызывающих иммунитет, нельзя. Опыты по анестезии растительных клеток и по применению самых тонких способов умерщвления их показали, что иммунитет растительных клеток теряется не только после их смерти, но даже при временном наркозе. Поэтому, — пишет Честер, — «отрицательные данные „серологического“ испытания, опровергающие существование приобретенного иммунитета у растений,

говорят не больше, чем цитологическое исследование клеток, например, плода яблок по яблочному ситро» (Chester, 1933, стр. 311—312).

Приобретенный иммунитет у растений, по мнению Честера, есть прижизненное явление и более локализованное, чем у животных. Это обусловливает и необходимость разработки особых методов его изучения (например, применения культуры тканей в искусственной среде). Циркуляция антител у растений, если таковые выделяются, несомненно более ограничена, чем в животном организме.

Возможность приобретенного иммунитета у растений в результате вакцинации и влияния паразитов может считаться доказанной новейшими исследованиями Нобекура во Франции и итальянскими исследователями Карбоне, Арнауди, Дзоя и др. Неясна пока природа приобретенного иммунитета у растений.

Неразработанным остается вопрос о длительности приобретенного иммунитета у растений, так же как и о специфичности его, а в особенности о природе антигенов, т. е. иммунизирующих веществ. В вышеупомянутом опыте Дзоя с пшеницей действие приобретенного иммунитета было коротким. В опытах Бегнини оно было еще более кратковременным.

Явления анафилаксии, т. е повышенной восприимчивости при повторном заражении тем же инфекционным началом, — явления, обычного у животных, в определенной форме у растений пока не установлено. Нобекур (Nobècourt, 1927) для высших растений считает ее недоказанной.

Теоретически вся эта область исследований весьма интересна, тем более что в ней можно, хотя и с неизбежными коррективами, использовать опыт иммунологии животных.

Мюллер и Честер в новейшее время, так же как и ряд авторов раньше — Шевырев, Мокржецкий, Нортон и др. (Вавилов, 1919), — инъецировали ткани различных растений разными веществами для предупреждения заболеваний и в отдельных случаях получили положительные эффекты. Инъецирование тканей растений в борьбе с насекомыми или грибными и бактериальными заболеваниями в отдельных случаях давало положительный результат. Принципиально возможность борьбы с паразитами путем инъекции тканей растений различными растворами можно считать вполне доказанной. Сложнее дело обстоит с техникой терапии растений и широкой практической применимостью этого метода. Автор новейшей монографии по терапии растений Мюллер (Müller, 1926) в статье, опубликованной им в 1929 г., указывает, что практически введение действенных растворов в растение вряд ли будет применимо. По его мнению, надо обратить внимание больше на внесение в почву соответствующих веществ для косвенного введения их в растения, в целях защиты.

Возможно, что в парниковой культуре для древесных растений, а может быть, и путем воздействия на семена в отношении некоторых заболеваний вакцинация или инъекция найдут со временем некоторое применение. Вероятно, для многолетних растений, для древесных пород приобретенный иммунитет должен играть большую роль, чем у травянистых, однолетних растений. Имеются указания (см. Chester), что после сильного поражения кофейного дерева ржавчиной (*Hemileia*) и красного кедра — *Gymnosporangium* в последующие годы действие паразитов сказывается значительно слабее, т. е. деревья как бы приобретают иммунитет. То же отмечают для дуба в отношении мучнистой росы и для каштана в отношении *Endothia*.

Говорить пока о широких перспективах практического применения приобретенного иммунитета у растений преждевременно. Эта область еще требует значительной экспериментальной и теоретической разработки до применения в практике.

Возможность искусственного создания иммунитета у животных и человека открыла широчайшие перспективы и обусловила ряд величайших открытий в этом направлении. «Глубокие различия в патологии растений и животных, — пишет в заключение своей вышецитированной работы Честер, — не дают оснований предвидеть возможность широкого использования приобретенного иммунитета у растений. Основная цель медицинских наук о человеке — как сохранить индивидуум; цель фитопатологии иная, меньше всего помышление об индивидууме, а главным образом о популяции — множестве. Медик преимущественно занят терапией, фитопатолог — профилактикой» (Chester, 1933, стр. 314).

Исследование в этой области в ближайшие годы должно быть направлено на всемерное изучение новых фактов приобретенного иммунитета, на изучение природы приобретенного иммунитета, его значения в явлениях паразитизма, специализации паразитов и на практическое применение вакцинации. Пока же основным и важнейшим разделом в растениеводстве остается учение о естественном иммунитете, отыскании устойчивых форм, существующих в природе, или создание их путем селекции и гибридизации. Для исследователя этот раздел представляет совершенно бесспорно исключительные возможности.

ПРИРОДА ЕСТЕСТВЕННОГО ИММУНИТЕТА

Явление естественного сортового иммунитета, как выяснено в последние десятилетия, охватывает, в сущности, все виды и роды травянистых и древесных культурных растений и обнаружено в различных степенях в отношении самых разнообразных грибных, бактериальных и вирусных заболеваний, а также в отношении вредных насекомых. Особенно большие исследования проведены по иммунитету хлебных злаков, картофеля,

сахарной свеклы, сахарного тростника, виноградной лозы, табака, яблони, груш, цитрусовых. Природа явлений естественного иммунитета чрезвычайно разнообразна и нуждается в классификации.

Практически мы выделяем прежде всего категорию явлений иммунитета и устойчивости, связанных со специализацией паразитов. Важнейшим фактором, определяющим наличие иммунитета и устойчивости к грибным, бактериальным и вирусным заболеваниям, а также и насекомым, является биологическая специализация паразитов по хозяевам — видам и родам растений. Виды и роды грибов, бактерий, вирусов и насекомых обладают избирательной способностью в своем паразитизме. Наряду с полифагами, особенно среди насекомых, большинство видов паразитических грибов, бактерий, вирусов и даже насекомых приурочено в их эволюции к определенным родам и видам растений.

Практически мы выделяем прежде всего категорию явлений иммунитета и устойчивости, связанных со специализацией паразитов по родам и видам растений-хозяев. Резкой грани между сортовым, видовым и родовым иммунитетом нет, но все же можно подметить, как правило, что исключительно сильно устойчивые к заболеваниям сорта относятся к отдельным видам или даже родам. Это выражено настолько резко, что иммунитет может быть использован как один из методов для определения родства растений (Вавилов, 1914).*

Таким образом, наиболее распространенной формой иммунитета среди растений прежде всего является родовой и видовой иммунитет. Целые роды и виды устойчивы к определенным заболеваниям. Приступая к отбору или созданию устойчивых форм, селекционер прежде всего должен знать степень специализации паразита, т. е. виды и роды растений, входящие в цикл его приспособленности, а также и видовую дифференциацию растений-хозяев. Несоответствие паразита данному виду или роду растений выражается обычно в форме резко выраженного иммунитета, нередко в совершенно индифферентном отношении между паразитом и хозяином и в отсутствии реакции со стороны клеток растений на внедрение паразита. В последнее время Е. Колер предложил назвать явление специализации абсолютным иммунитетом, вне круга данного паразита. Исходя, однако, из конкретных данных, мы считаем излишним такое абсолютирование. Практически абсолютным иммунитетом обладают нередко некоторые расы растений в пределах вида. Так, например, мы нашли расу персидской пшеницы — *Triticum persicum* Vav., которая абсолютно не поражается мучнистой росой (*Erysiphe graminis*), сорт овса Mesdag (*Avena sativa*), так же как и некоторые расы *A. brevis* и *A. strigosa*, практически совершенно не поражается головней.

* В настоящее время можно было бы привести еще сотни фактов, подтверждающих основную мысль этой статьи на самых различных растениях.

Открытие в последние десятилетия сложного состава видов паразитов, на чем остановимся дальше, стирает грани между видовой и сортовой восприимчивостью. Устойчивые в сильной степени сорта, как это можно видеть на многих примерах, разработанных в последнее время, нередко ботанически соответствуют обособленным видам или особым географическим расам растений-хозяев. Но в целом практически объем явлений специализации паразитов по родам и видам растений настолько обширен, что он несомненно нуждается в выделении в особую, притом основную, категорию. Это будет, следовательно, иммунитет, связанный с биологической специализацией паразитов по родам и видам растений, обусловленный процессом дивергенции растений-хозяев и паразитов в их эволюции.

Переходя к обычному сортовому иммунитету, мы выделяем прежде всего категорию явлений активного, или физиологического, иммунитета, связанного с активной реакцией клеток растения-хозяина на проникновение в него паразита.* В явлениях иммунитета надо различать две фазы развития паразитов, именно — проникновение паразита в растение и распространение и развитие паразита внутри тканей растения-хозяина. Взаимоотношения паразитов и клеток тканей во второй фазе обычно бывают очень сложными в случаях активного иммунитета и проявляют так называемые гуморальные реакции, т. е. выделение клетками паразитов и хозяина сложных химических соединений, обычно белкового характера. По аналогии с животным иммунитетом можно говорить о выделении со стороны паразитов токсинов, со стороны клеток хозяина — антитоксинов или антител, которые проявляются в форме лизинов, растворяющих антигены, выделяемые паразитическими грибами, бактериями или вирусами, или в форме агглютининов, склеивающих антигены, или в виде прицепитинов, осаждающих антигены. В отдельных случаях выделение такого рода веществ доказано экспериментально. В новейшее время Нобекур химически установил наличие в соке растений антитоксинов, соответствующих определенным токсинам грибов, причем ему удалось доказать, что выделение антител наблюдается только в присутствии грибов. Агглютинины были обнаружены при заражении корней бобовых клубеньковыми бактериями. Но в общем эта область разработана очень мало, как можно было видеть в предыдущей главе. Притом, как это видно из работ Нобекура, антитела или антитоксины констатированы главным образом у растений в отношении сапрофитов или полусапрофитов и менее всего для паразитических грибов, как ржавчина, мучнистая

* Термины активного, или физиологического, иммунитета у растений надо резко отличать от понятия активного приобретенного иммунитета у животных и человека.

роса. Дюфренуа попытался применить учение Безредки о местном иммунитете к растениям на примере взаимоотношений между тканями каштана и *Phytophtora cambivora* (Dufrénoy, 1931). Во всей литературе по этому разделу наблюдается определенная тенденция аналогизации явлений растительного иммунитета с процессами, имеющими место у животных, при сравнительно малых доказательствах.

Взаимоотношения паразитов и клеток тканей растений при проявлении активного иммунитета очень сложны и выявляются в разных степенях: от практически полного или абсолютного иммунитета до слабой устойчивости. Активный иммунитет может сопровождаться не только физиологическими и химическими реакциями, но иногда выявляется некоторыми анатомическими новообразованиями, например изоляцией гифов гриба тканями растения-хозяина.

Бернар (Bernard, 1909) отметил у орхидей явления, напоминающие фагоцитоз у животных. Роль фагоцитоза у растений, однако, как признают все авторы (Nobécourt, 1927, стр. 153), очень ограничена.

В начальных фазах развития паразитов нередко можно проследить положительное хемотропическое действие содержимого клеток растения на гифе грибов. Английским микологом Масси (Massee, 1905) была развита даже целая хемотропическая теория иммунитета, оказавшаяся, однако, несостоятельной по мере углубления знаний (см.: Вавилов, 1919). Проникновение паразита через устьица и даже эпидермис является только начальной фазой, далеко не определяющей сущности дальнейших взаимоотношений паразита и клеток растений.

Американская исследовательница Аллен, изучив цитологически поведение устойчивых и восприимчивых сортов пшеницы в отношении к стеблевой ржавчине, обнаружила у иммунных сортов следующую картину взаимоотношений гриба и тканей хозяина: а) гифы гриба не так легко проникают в устьице, как у восприимчивых сортов; б) вступая в контакт с клетками мезофилла, гифы вызывают отмирание клеток хозяина, на которые непосредственно действуют гифы, и плазмолизируют соседние ткани; в свою очередь токсические вещества, выделяемые отмирающими клетками хозяина, убивают гифы и гаустории гриба, в то время как у восприимчивых сортов последние проникают вглубь без препятствий; в) выделение токсических веществ отмирающими клетками приостанавливается в своем действии на здоровые ткани утолщением стенок клеток, окружающих отмирающий участок. В целом цитологическая картина поведения иммунных сортов в отношении ржавчины и мучнистой росы выявляет явный антагонизм между грибом и клетками хозяина. Проникшие гифы и гаустории гриба не получают нормального питания и гибнут от истощения (starvation). Наоборот, у восприимчивых сортов поражаемые клетки, по-видимому, даже стимулируются в первое время и лучше снабжаются питательными веществами. Предложенная

нами шкала иммунитета (Вавилов, 1913, 1919) построена на учете этих взаимоотношений тканей растения и паразитов.

Веллензик (Wellensiek, 1927), изучивший поведение восприимчивых и поражаемых ржавчиной сортов кукурузы, указывает, что в этом случае иммунность сорта выявляется в истощении паразита, в явном его голодании.

Нередко, как например при поражении разными видами ржавчины или мучнистой росой, восприимчивые сорта вначале не страдают или страдают очень мало; клетки остаются выполненными хлорофиллом, и создается определенное впечатление наличия симбиоза, по крайней мере в начальной фазе. Колер предложил называть такого рода тесные взаимоотношения, как бы высшую ступень паразитизма, эйфагией. Паразит до известной степени не нарушает основных функций растения-хозяина и даже часто стимулирует клетки растения.

«Паразитизм ржавчины, — пишет Нобекур, — проявляет особые черты; это действительно настоящая симбиотическая ассоциация (veritable association symbiotique)» (Nobécourt, 1927, стр. 13). Этот симбиоз, однако, в конечном итоге обычно имеет плохие последствия для растений. Симбиоз проявляется обыкновенно у восприимчивых сортов; иммунные же сорта, наоборот, проявляют резкую реакцию на проникновение паразита: клетки, окружающие гифы паразита, быстро отмирают, а за ними отмирают и грибы. Другими словами, иммунитет является в этой категории случаев результатом повышенной чувствительности тканей к внедрению паразитов. Разнообразные виды паразитических грибов проявляют многообразную картину взаимоотношений с тканями и клетками растений-хозяев. Например, у головневых грибов мицелий проходит через пыльцевые трубки при заражении и при развитии семени следует как бы шаг за шагом за развитием органов. У ржавчинных и мучнисторосяных грибов паразит направляет гифы и гаустории в межклеточные пространства и, в случае восприимчивости сорта, клетки растения-хозяина и гаустории живут некоторое время в симбиозе. В третьем случае, как у капустной килы или рака картофеля, паразит проникает целиком в клетки растения-хозяина и развивается вначале в виде противоплазмических телец, выявляя также в первые фазы симбиотические отношения. В более примитивном случае гриб проникает в живые клетки растения-хозяина, убивает их своими ядовитыми выделениями и питается за их счет. Так, например, ведут себя *Sclerotinia*, *Rhisoctonia solani*, *Phytophtora infestans*. Можно наметить и другие типы взаимоотношений (см. E. Köhler).

Следующая, более обширная категория устойчивости обусловлена особенностями структуры растений, как в смысле морфологии, так и анатомии. В этом случае сопротивление тканей клеток на внедрение паразита является не активным, а пассивным. В нашей монографии по иммунитету мы назвали эту категорию устойчивости механическим, или

пассивным, иммунитетом. Правильнее назвать ее структурным иммунитетом в широком смысле, связанным с устойчивостью, обусловливаемой различными морфологическими и анатомическими особенностями сортов, причем эта структура возникает независимо от внедрения паразитов, другими словами, этот вид иммунитета действительно является пассивным.

Эта категория явлений может быть разделена по факторам, определяющим устойчивость. Они могут быть следующими:

1) особенности строения эпидермиса, кутикулы, коры, волосков, покрывающих стебли и листву; особенности устьиц, чечевиц:

2) особенности цветения; открытое или закрытое цветение имеет решающее значение, например, при поражениях спорыньей и головней у злаков; клейстогамия предохраняет растение от инфекции цветов; *

3) закрытые и открытые семена;

4) особенности в росте тканей; например, быстрота роста тканей имеет значение для определения устойчивости злаков при поражении головней и фузариозами;

5) способность к зарубцеванию ран и порезов;

6) выделение поверхностными клетками слизей, камедистых веществ, воскового налета, эфирных масел, предупреждающих проникновение паразитов;

7) общий габитус растений, определяющий подверженность заболеваниям, как например прямостоячий или сомкнутый куст, плоская или скрученная листва, опушение листвы и стеблей или отсутствие такого опушения.

Категория явлений устойчивости, обусловленной структурными особенностями, составляет существенный раздел иммунологии. Ряд авторов (Ed. Fischer, Gäumann и др.) предлагают всю категорию невосприимчивости, связанную со структурными особенностями, отнести к явлениям устойчивости (resistence), отличая их резко от собственно физиологического иммунитета, связанного с активной реакцией клеток хозяина. Исследователь галлообразования в результате поражения насекомыми Фриц Цвейгельт (Zweigelt, 1931) предлагает называть устойчивость, обусловленную структурными особенностями, псевдоиммунитетом. Резких границ между активным и пассивным иммунитетом, однако, нет. Иммунитет к начальному внедрению паразитов в ткани часто обусловливается структурными особенностями поверхности листвы и стеблей, строением кутикулы, устьиц, коры. Активный физиологический иммунитет, реагирование клеток, выделение тех или других соединений — антитоксинов —

* Ряд сортов ячменя, например группа *erectum*, мало поражается *Ustilago nuda*, так как многие из них имеют клейстогамные цветки, образуют семена, не выходя из листовых влагалищ.

наступает уже после проникновения паразитов внутрь тканей или клеток, т. е. в разных фазах развития паразита появляется и пассивный, и активный иммунитет.

Стойкость сортов в отношении поражения насекомыми обусловливается особенно часто структурными особенностями растений. Примером структурного иммунитета может служить устойчивость панцирных сортов подсолнечника к подсолнечной моли или восприимчивость безлигульных сортов злаков к поражению яровой мухой, личинки которой проходят свободно в листовое влагалище при отсутствии кожистого язычка, закрывающего вход в листовое влагалище (Н. Л. Сахаров).

У некоторых растений в результате поражения насекомыми образуется защитный склеренхимный слой клеток, приостанавливающий дальнейшее проникновение паразита. Эти явления имеют место, например, при поражении дуба галлообразующими цинипедами (Kostoff a. Kendall, 1929).

По отношению к пилильщикам устойчивость хлебных злаков определяется полой или выполненной сердцевиной соломины. Сорта с полой или мало выполненной соломиной более устойчивы (Щеголев).

В отношении поражения насекомыми, например шведской мушкой (Oscinella frit), имеют большое значение способность регенерации растений после повреждения, энергия кущения (Н. В. Курдюмов, А. В. Знаменский и др.).

Следующая обширная категория явлений иммунитета растений связана с химическими особенностями тканей, высоким осмотическим давлением клеточного сока, наличием в клеточном соке органических кислот, таннидов, фенолов и других ядовитых веществ. Этот вид иммунитета можно назвать химическим, и в то же время он является пассивным. Химизм клеток в данном случае вырабатывается помимо влияния паразитов.

Кук и Таубенхауз обнаружили сильное действие дубильных веществ, особенно в отношении паразитических грибов. В отдельных случаях роль дубильных веществ может быть и значительной. Обобщать эти факты на другие объекты, как показали новейшие исследования, не приходится. Бавендамм (Bavendamm, 1928) установил, например, для ряда грибов, поражающих древесные растения, как *Stereum*, *Lenzites*, *Trametes*, *Polyporus*, *Merulius*, *Coniophora*, что они прекрасно переносят дубильные вещества и даже используют их как пищу. Валло не нашел связи содержания танина с устойчивостью к *Sclerotinia cinerea* у слив.

Антоциановые пигменты часто указываются как способствующие устойчивости к заболеваниям (Вавилов, 1919). Но в литературе можно найти еще большее число противоречивых фактов.

Так же относительна роль осмотического давления клеточного сока (Вавилов, 1919), наличие в клеточном соке различных органических

кислот, антоцианов, флавонов. Прямые наблюдения показывают, что связи, устанавливаемые для отдельных растений и сортов, не могут быть переносимы на другие растения и сорта, а тем более на другие заболевания.

Роберт Ньютон в Канаде и его ученики особенно тщательно и детально исследовали химизм восьми стандартных сортов пшеницы, резко отличающихся по иммунитету к ржавчине. Помимо химизма, исследованы электропроводность, осмотическое давление, связанная вода. В результате найдено, что наибольшую связь иммунитет обнаружил с количеством фенольных соединений. Так, исключительно иммунный сорт Khapli индийского эммера оказался наиболее богатым соединениями фенола в выжимке сока из листьев. За ним идут твердые пшеницы (Кубанка), менее всего фенолов оказалось в мягких пшеницах.

Сам Ньютон, однако, заявляет в конце своей работы, что распознавать индивидуальные фенолы пока мы не можем; в выжатом соке из растений содержатся разные вещества, и пока определения фенольных соединений довольно грубы, «поэтому нельзя особенно много придавать значения выводам. Но они все же подбодряют и заставляют идти дальше» (Newton a. Anderson, 1929, стр. 11). Химическая природа иммунных и восприимчивых сортов, так же как и видов, иногда может быть различной. Даже грубые анализы семян и листьев крайних вариантов, например путем определения кислот простым титрованием (Вавилов, 1919), показывают иногда резкие отличия. Нельсон и Дворак (Nelson a. Dworak, 1926), применяя серологические реакции, нашли, что устойчивые к фузариозу сорта льна принадлежат к одной определенной серологической группе, что указывает на соответствующие различия в белках. Линк и Шарп (Link a. Sharp, 1927) нашли, что ряд бактерий, поражающих растения, проявляют определенную серологическую специфичность соответственно их биологическим реакциям (специализации).

Большие исследования проведены в последние годы по изучению кислотности клеточного сока различных сортов в связи с различным реагированием их на заболевания. Вместо практиковавшегося прежде метода титрования щелочами при изучении химического состава поражаемых и непоражаемых сортов в новейших исследованиях активная кислотность определяется более точно при помощи определения концентрации водородных ионов (pH). Таким методом проведен ряд исследований над большим числом сортов. Так же как и метод титрования, определение pH показало сложность зависимости между иммунитетом и кислотностью. В некоторых случаях и у некоторых растений, как виноград, связь иммунитета с количеством кислот сравнительно ясная, хотя и не абсолютная; у пшеницы таковой зависимости между кислотностью и иммунитетом ни в отношении ржавчины, ни головни, ни мучнистой росы не наблюдается.

Хард, исследовав pH в клеточном соке у сортов пшеницы в отношении к стеблевой ржавчине и головне, не смогла установить какой-либо определенной связи иммунитета и величины pH. Величина pH не обнаружила значительных различий даже в наиболее резко отличающихся сортах пшеницы, совершенно по-разному реагирующих в отношении стеблевой, бурой и желтой ржавчины, а также в отношении к мучнистой росе, видам головни (*Urocystis tritici*, *Tilletia tritici*), *Gibberella saubinetii* и нематодам (Tylenchus tritici). Вейс и Гарвей не нашли такой связи и между устойчивостью картофеля к раку (*Synchytrium endobioticum*).

Ганна (Hanna, 1931) в Канаде не нашел заметных различий в деятельности оксидаз у иммунных и поражаемых сортов пшеницы в отношении ржавчины

В исследованиях А. А. Рихтера в Саратове наметилась связь между повышенной активностью пероксидазы в корнях подсолнечника и поражением заразихой. Его ученик К. Т. Сухоруков обнаружил, что иммунные к заразихе формы подсолнечника, *Artemesia* и *Xanthium*, а также в отношении к ржавчине характеризовались пониженной активностью пероксидазы. Другие энзимы заметной роли в явлениях иммунитета не играли.

Алкалоиды, содержащиеся в тканях растений, по-видимому, не всегда играют защитную роль. Нобекур нашел, что атропин, хинин и никотин не действовали на *Botrytis cinerea*. Иначе обстоит дело с устойчивостью к насекомым; химический состав тканей, и в том числе содержание алкалоидов, в этом случае играет существенную роль.

Е. Рохлина установила связь устойчивости крестоцветных к киле (*Plasmodiophora brassicae*) с различиями в содержании глюкозидов, которые при ферментации с мирозином дают горчичные масла. К таким глюкозидам относится синигрин, распространенный среди многих видов *Cruciferae* (*Brassica nigra*, *Cochlearia officinalis* и др.), глюконастуртиин в *Barbarea praecox* и *Nasturtium officinale*, глюкотропеолин в *Lepidium sativum*.

Диксон, Екерсон и Линк объясняют устойчивость всходов пшеницы к грибу *Gibberella saubinetii* количеством пектиновых веществ в клеточных оболочках. Гриб легко проникает в оболочки, состоящие из пектинов, и останавливается перед оболочками, лишенными пектиновых веществ.*

Рейнольдс нашел связь устойчивости льна к *Fusarium lini* с концентрацией глюкозида линамарина в тканях различных сортов. Этот глюкозид при гидролизе выделяет цианистую кислоту. Вытяжки из листьев и стеблей льна, содержащие линамарин, ядовиты для *Fusarium lini*; ко-

* См.: Phytopathology, v. 24, 1924.

личество глюкозида сильно варьирует и, по-видимому, выше в устойчивых сортах. Как частный случай нельзя отрицать этой корреляции, но вряд ли можно ее обобщать даже на все сорта льна, а тем более другие растения.

Особенно много сделавший по изучению химизма иммунных и поражаемых сортов пшеницы Роберт Ньютон пишет, что «пока исследования лишь прикоснулись к проблеме и только взрыли землю, на которой медленно и с большим трудом будет закладываться прочная основа знания» (Newton, Lehman a. Clarke, 1929, стр. 8).

В целом явления структурного и химического пассивного иммунитета особенно наглядно отображают многообразие видов стойкости и невозможности ввести их в единую схему.

Харт (Hart, 1929) выделяет, помимо физиологических и морфологических факторов устойчивости, еще «функциональную устойчивость». Некоторые сорта пшеницы устойчивы в поле во время роста благодаря особенному поведению их устьиц. Эти сорта могут быть восприимчивы к стеблевой ржавчине в стадии всходов. Ритм дневных устьичных движений различается по сортам. У некоторых сортов они открыты целый день, у других — очень короткое время. Критический период для заражения стеблевой ржавчиной — раннее утро немедленно за восходом солнца, когда растения покрыты сильной росой. Если устьица в это время открыты, то гриб проникает в ткани, если устьица именно в это время закрыты, заражения не происходит. Дальнейшие исследования показали, что это явление еще сложнее. У мандарина устьица устроены таким образом, что они не позволяют проникать в них ни воде, ни бактериям; отсюда устойчивость и к раку цитрусовых. Если надрезать эпидермис, бактерии проникают внутрь и сорт заражается (McLean, 1921).

Особую группу составляет устойчивость виноградной лозы к филлоксере. Так называемые «устойчивые» сорта винограда, например различные виды американской лозы, под влиянием филлоксеры не образуют галлов на корнях; европейские же лозы образуют галлы, в трещинах которых развиваются бактерии, вызывающие загнивание корней. Эти бактериальные заболевания, в сущности, являются причиной гибели европейского винограда при поражении филлоксерой. Насекомые в данном случае являются способствующим фактором. Практически и такого рода явления, при всей сложности их, приходится отнести к категории иммунитета, ибо основное, что объединяет факты, это задача создания стойких рас к инфекционным заболеваниям.

В явлениях галлообразования наблюдаются процессы, напоминающие до известной степени реакции при активном иммунитете. Однако Цвейгельт (Zweigelt, 1931), особенно обстоятельно изучивший процесс галлообразования у тлей, считает, что собственно активного иммунитета, аналогичного полностью иммунитету к паразитическим грибам, нет.

Наконец особую категорию, по существу не имеющую отношения к иммунитету, составляют явления ухода растений от поражения в силу скороспелости, созревания сорта до наибольшего развития эпидемии. В данном случае растения, сорта уходят от поражения, не проявляя никакого иммунитета. Скороспелые сорта хлебных злаков, например овса, успевают выколоситься до массового появления трипсов и других насекомых. Ранние сорта ячменя часто уходят от ржавчины и т. д. Практически иногда такие сорта в агрономической литературе называют устойчивыми или даже иммунными.

Заканчивая обзор природы иммунитета, необходимо отметить наряду с многообразием причин также и проявление различных степеней стойкости.

В отдельных случаях причины иммунитета могут быть определенно связаны с отдельными факторами, как кислотность, анатомическое строение и т. д., но в целом по мере накопления знания природа иммунитета оказывается более сложной. Иммунитет приходится рассматривать как результат взаимодействия многих слагаемых. Клетку, выявляющую реакцию иммунитета, приходится рассматривать не как выхваченную из общего комплекса, а во взаимодействии со средой. Исследования Джонса (Jones), Диксона (J. Dickson) в Соединенных Штатах (Медисон) и Гасснера (G. Gassner) в Германии особенно поучительны в этом отношении. Отсюда естественной становится сложность взаимоотношения иммунитета со средой, от которого мы не можем оторвать ни растения, ни паразита, что приходится учитывать, работая по селекции на иммунитет.

Границу между категориями физиологического, структурного и химического иммунитета нередко провести очень трудно или даже невозможно. Демаркационных линий между разными видами иммунитета часто не существует. Приведенные категории до известной степени абстрактны, облегчая охват многообразия явлений.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДОВ ПАРАЗИТОВ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РАСЫ

Из крупнейших событий последних 15 лет в фитопатологии, имеющих прямое отношение к иммунитету, необходимо прежде всего остановиться на дифференциации наших представлений о паразитах. Уже в конце XIX в. Эриксон установил наличие биологических рас у ржавчины хлебных злаков, неразличимых морфологически, но отличающихся только по приуроченности к определенным родам растений. Так, стеблевая ржавчина (*Puccinia graminis*) была им разбита на формы (f. *tritici*, f. *secalis*, f. *hordei* и т. д.).

Исследования Стакмана (Stakman), Левина (Levine), а позднее большой группы американских и немецких фитопатологов за последние два десятилетия показали, что и эти биологические виды ржавчины хлебных злаков в свою очередь представлены множеством физиологических форм, отличающихся по поражаемости ими различных сортов. Старые виды микологов приходится разбивать на большое число форм, морфологически не отличимых, но различающихся по их вирулентности по отношению к разным сортам. Если взять несколько стандартных, резко отличных сортов пшеницы и заражать их различными формами ржавчины, выявляются большие различия отдельных рас гриба по степени вирулентности. У одной только пшеничной стеблевой ржавчины (*Puccinia graminis* f. *tritici*) установлено более 150 физиологических рас, распространенных в различных странах.

Для бурой ржавчины, поражающей пшеницу, по 1934 г. установлены 54 расы, из них 38 рас в Штатах Северной Америки, 15 в Европе, 1 раса в Австралии. У желтой ржавчины пшеницы найдено 17 рас (Gassner u. Straib, 1934), у мокрой головни (*Tilletia tritici*) — около 8, у *T. laevis* — 4 расы, (Reed), у *Ustilago hordei* — 12 рас (Rodenhiser), у *U. jensenii* — 7 рас, у *Helminthosporium gramineum* — 4 расы (Roemer), у *H. sativum* 37 (Christensen), у пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*) 14 рас (Rodenhiser); у головни овса (*U. avenae*) — около 20 рас, у *U. levis* — 5 рас (Rodenhiser), у *Colletotrichum lindemuthianum*, поражающей фасоль, — 34 расы, у *Fusarium lycopersici* — 24 расы (White, 1927). В отношении числа рас в пределах разных видов паразитов проявляется своего рода специфичность: некоторые из паразитов менее дифференцированы, другие — более. Так, например, физиологические расы пока не найдены у картофельного рака — *Synchytrium endobioticum*. До 1932 г. не было известно рас у картофельной болезни — *Phytophtora infestans*, несмотря на специальные исследования в Германии (Müller) и в Америке (Reddick). В самое последнее время, однако, и у нее установлены расы, различающие отдельные виды, сорта и их гибриды по степени восприимчивости (Schick, 1932; Müller, 1933).

В будущем число рас в пределах видов паразитических грибов будет несомненно увеличено.

Отдельные расы паразитов отличаются по локализации поражения. Так, некоторые расы овсяной головни *Ustilago avenae*, по нашим наблюдениям, поражают только тычинки. Э. Э. Гешеле нашел на Украине расу ячменной головни *U. jensenii*, поражающей цветки.

Для установления физиологических рас фитопатолог составляет сортовые ключи, особенно хорошо разработанные для пшеницы и овса в Штатах Северной Америки, Канаде, Германии, Швеции и Румынии, по которым различают расы паразитов. Расы в большинстве случаев характеризуются определенным географическим ареалом, нередко очень ограни-

ченным. Несомненно, число физиологических рас паразитов значительно больше, чем установлено до настоящего времени, особенно если учесть, что в Америке, где расы грибов особенно детально изучены, самая культура хлебов насчитывает не более 300 лет; пшеница, ячмень, овес и рожь заимствованы из Европы. Можно ждать, что в условиях нашей страны, близкой к основным очагам происхождения хлебных злаков и самих паразитов, число физиологических форм грибов окажется еще больше. Об этом свидетельствует, например, нахождение в Средней Азии новых, неизвестных в других областях, видов или биологических рас *Ustilago vavilovii* на ржи, своеобразных форм *Puccinia graminis*, дающих эцидии, напоминающие рестелий *Gymnosporangium* (Вавилов, 1919), разных форм *Tilletia*, отличающихся по окраске спор (Спангенбергер).

Предварительные опыты А. А. Ячевского показали, что некоторые из наших северных рас пшеничной головни *Tilletia tritici*, по-видимому, более вирулентны, чем американские. Л. Ф. Русаков отметил в 1924 г. в Центральной черноземной области (Каменная степь) массовое поражение ржи корончатой ржавчиной *Puccinia coronifera*, обычно поражающей овес, что может быть связано с особыми условиями года, а также и с особо вирулентными расами этого гриба, распространенными здесь.

Интересные исследования Боденгеймера (Bodenheimer, 1925) показали, что обычно на родине тех или иных родов и видов растений-хозяев число паразитирующих на них видов насекомых, особенно специализованных, гораздо больше, чем в странах, куда эти растения ввезены за последние столетия. Особенно это наглядно, например, в Палестине, где вел исследование Боденгеймер, на австралийских эвкалиптах, акациях и казуаринах и на цитрусовых; родина последних находится в Китае и в Индии. Цитрусовые, так же как эвкалипты, казуарины и акации, в Палестине почти свободны от вредных насекомых, хотя имеют много вредителей на родине.

Дифференцированными на физиологические расы являются не только аскомицеты и базидомицеты, но и ряд видов несовершенных грибов. Все более и более приходится дифференцировать по видам и родам растений вирусные болезни. Установлены биологические расы и у насекомых, как например филлоксеры, шведской мушки. Расы грибов отличаются прежде всего по сортам-хозяевам и видам растений, которых они поражают. Различия сказываются в степени вирулентности в отношении к одним и тем же сортам.

Гэйманн нашел у *Peronospora parasitica* 67 различных форм, которые не только отличаются по способности заражать разные виды растений, но и по мелким количественным признакам, как величине конидий. Такие формы, имеющие кроме биологических хотя бы и небольшие морфологические различия, называются морфолого-биологическими видами.

Иногда удается различить физиологические расы грибов химически,

особенно по характеру роста в условиях искусственной среды для тех паразитов, которые поддаются искусственной культуре. Так, например, удалось различить расы кукурузной головни (*Ustilago zeae*), фузариоза льна (*Fusarium lini*), пятнистости (*Helminthosporium sativum*) (Christensen). Температурные оптимумы для различных физиологических рас и вообще их отношение к факторам среды могут быть разные, как это установлено опытами для бурой и стеблевой ржавчины и для пятнистости. Специализированные расы обозначают обыкновенно номерами или буквами. Как показали прямые опыты, физиологические отличия рас ржавчины являются вполне наследственными.

К сожалению, советская фитопатология только приступила к дифференциальному изучению паразитов; в этом отношении значительно больше сделано за границей.

Исследования физиологических рас показали, что некоторые из них распространены очень широко, другие, наоборот, узко локализованы. Так, например, Стакман и Левин выделили расу пшеничной стеблевой ржавчины, оказавшуюся широко распространенной как в Соединенных Штатах, так и в Канаде, Англии, Франции, Норвегии, Египте и даже Японии; причем всеми доступными способами исследования было установлено, что это действительно одна и та же раса. В разных странах, даже в разных местностях одной страны встречаются различные физиологические расы. Так, например, некоторые определенные сорта индийской двузернянки-эммера (сорт Khapli) оказались непоражаемыми 40 различными расами пшеничной стеблевой ржавчины; однако когда была получена дополнительная раса стеблевой ржавчины из Египта, то она заразила этот сорт.

Все испытанные 40 физиологических рас, в противоположность индийскому эммеру, поражали сорт мягкой пшеницы Little Joss, выведенный в Англии. Египетская же раса стеблевой ржавчины, поразившая абиссинский эммер, оказалась несоответствующей этому сорту мягкой пшеницы и только в слабой степени могла его заражать.

Расы стеблевой ржавчины овса в США и в Европе весьма различны. Больше того, состав рас ржавчины может меняться из года в год благодаря действию естественного отбора, и, конечно, возможен занос одних географических рас в другие районы.

Географические расы *Tilletia tritici* в Англии и Соединенных Штатах весьма резко отличаются по вирулентности. В опытах Дженза американские устойчивые сорта, посеянные в Англии, гораздо сильнее поражались, чем на родине, и наоборот, английские сорта проявили бо́льшую поражаемость в Америке.

Введение новых сортов может вызвать развитие редких рас специализованных паразитов. Так, в Германии в 1910 г. был введен в культуру шведский сорт озимой пшеницы — Svalöfs Panzer, практически иммунный

к желтой ржавчине. В течение ряда лет он оставался непоражаемым. Сорт этот широко распространился по Германии. В 1923 г. к общему изумлению он оказался сильно пораженным желтой ржавчиной. Рёмер объясняет это следующим образом. Физиологическая раса желтой ржавчины, поражающая сорт Panzer, раньше или отсутствовала, или была крайне редка. Распространение сорта способствовало распространению его физиологической расы паразита, вызвав в 1923 г. настоящую эпидемию.

Рёмер приводит другой случай распространения физиологической расы пыльной головни пшеницы. В последние годы в Германии распространился сорт яровой пшеницы Peragis. До него на сорте Grüne Dame была известна редкая специфическая раса пыльной головни (*Ustilago tritici*). С распространением сорта Peragis эта раса головни начала сильно распространяться, так как оказалась вирулентной для этого сорта, так же как и для Grüne Dame.

Колер высказал в последние годы соображение, что большое число физиологических рас, установленное новейшими фитопатологическими исследованиями, может быть, по существу, уменьшено. Установленное число рас определяется, с одной стороны, свойствами паразитов, а с другой стороны, различиями сортов-хозяев. Общее число рас подсчитывается по реакции, которая является слагаемым различных факторов, как действующих со стороны сортов, так и со стороны паразитов, и поэтому, по его мнению, вероятное число физиологических рас грибов можно свести к значительно меньшему числу. Это соображение заслуживает внимания, но, во всяком случае, самый факт дифференциации рас паразитов остается бесспорным и число рас остается значительным.

ФОРМООБРАЗОВАНИЕ У ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ГРИБОВ

Чрезвычайно важные открытия сделаны в последнее время в отношении понимания динамики формообразования у паразитов, в связи с установлением полового процесса и раздельнополости (гетероталлизма) у ржавчинных, головневых и мучнисторосяных грибов. Еще в 1904 г. Блексли на мукоровых грибах показал, что мицелий, выращенный из одной споры, не дает зигот. Они образуются лишь при встрече двух мицелиев, притом не всяких, а только некоторых, хотя и одинаковых по внешности, но отличающихся друг от друга в половом отношении. На месте соприкосновения двух различных мицелиев залагаются органы оплодотворения, и в результате конъюгации женских и мужских гамет образуются зиготы. Новейшие исследования показали широкую распространенность гетероталлизма у многих родов головневых, базидиомицетов. В 1927 г. канадский миколог Крейги установил его у ржавчины злаков — *Puccinia graminis* и *P. helianthi*. Аллен (Allen, 1931, 1932) установила гетероталлизм у бурой ржавчины пшеницы (*Puccinia triticina*) и у льняной ржавчины (*Melampsora lini*); он найден у *Phytophtora omnivora* (Leonian). Гетеро-

таллизм вероятен у *Puccinia coronata* (Craigie). При этом выяснилось, что в результате наличия полового процесса нередко имеет место скрещивание различных рас ржавчины и головни.

Исследования Креги (Craigie) и его школы в Канаде, экспериментально разработавшего вопрос о гибридизации у ржавчины, показали, что в результате скрещивания у стеблевой ржавчины на барбарисе происходит образование новых форм паразитов как с повышенной, так и с пониженной вирулентностью по сравнению с исходными родительскими формами. Таким образом, удалось до известной степени понять, каким образом происходит большое разнообразие рас паразитов. В восточной Канаде и Британской Колумбии, где много барбариса, соответственно найдено больше физиологических форм стеблевой ржавчины пшеницы, чем на равнинах западной Канады, где практически барбарис отсутствует (M. Newton). Гетероталлизм установлен у *Tilletia tritici* и *T. levis*. С ними проведены опыты по гибридизации (Flor, 1932).

Додж в Нью-Йоркском ботаническом саду установил возможность скрещивания у грибов разных видов (*Neurospora*); но легче скрещивание идет между различными расами и разновидностями.

Работы Виннипегской лаборатории по исследованию ржавчины показали, что биологические виды стеблевой ржавчины *Puccinia graminis tritici* могут быть скрещены с *P. graminis secalis* и обнаруживают нормальный процесс расщепления. Скрещивания пшеничной стеблевой ржавчины с видами стеблевой ржавчины на более отдаленных родах, как *Agrostis*, проявляют бесплодие.

В результате этих открытий микология подошла к генетике паразитов, к изучению наследственности как морфологических, так и физиологических признаков, включая различия в специализации по сортам. При этом выяснилось подчинение наследственности у ржавчины и головни законам Менделя, как и у высших растений. Генетика паразитов, таким образом, подошла к пониманию формообразования и происхождения новых рас паразитов.

Прямыми наблюдениями над культурами грибов установлено возникновение мутаций и сальтаций: * у головневых найдены оригинальные рецессивные формы, лишенные окраски, у ржавчины светло- и буроокрашенные формы, а также обнаружено возникновение у ржавчины, головни и пятнистости (*Helminthosporium sativum*) новых рас по вирулентности (Stakman, Levine a. Cotter, 1930; Mitra, 1931).

Вскрытие этих фактов еще более усложняет работу по иммунитету. Селекционеру приходится иметь дело не только с видами, но и с расами

---

* В тех случаях, когда нет полового размножения и трудно определить, будет ли иметь место настоящая наследственная мутация или длительная модификация, уклонения последнего рода называют сальтациями (Stevens, 1922).

паразитов и для отдельных областей устанавливать расовый состав паразитов. Приходится учитывать возможность возникновения новых рас путем скрещивания. Многие физиологические расы, возможно, представляют собой гетерозиготные формы в отношении признака вирулентности.

Учитывая возможность новообразований, селекция на иммунитет становится сложной работой в смысле возможности проявления новых и новых форм с различной вирулентностью. Казалось бы, скептицизм С. Г. Навашина начинает подтверждаться. Как увидим в дальнейшем, дело, однако, не так безнадежно.

СРЕДА И ИММУНИТЕТ

Та или иная реакция сортов, иммунитет или, обратно, восприимчивость определяются, по существу, тремя категориями факторов: с одной стороны, наследственными особенностями сорта, с другой — избирательной способностью, или специализацией видов паразитов или их отдельных рас, и с третьей стороны — также условиями среды. Меняя условия среды, можно в той или иной степени изменить и реакцию иммунитета. Нормальная инфекция тканей и клеток растений паразитом в значительной степени определяется условиями среды.

Реакция растения в отношении паразитов может быть изменена условиями почвенной среды, в особенности кислотности (величиной pH), физическими особенностями почв, наличием тех или других солей, воздействием почвенной и воздушной температуры и влажности, действием света, количеством углекислоты, содержащейся в воздухе, и другими факторами.

Взаимоотношение иммунитета и среды на примере отдельных заболеваний особенно подробно изучено школой Джонса в Висконсинском университете (США). Много внимания уделено роли среды в обстоятельной сводке А. Циммермана (Zimmermann, 1925—1927) о взаимоотношениях паразитов и растений-хозяев, а также школой Гасснера, ранее работавшего в Уругвае, а ныне в Германии. Обстоятельную сводку по этому вопросу дают Эд. Фишер и Э. Гейманн в книге «Biologie der Pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze» (1929).

Начнем с влияния условий почвы на развитие заболеваний и на изменение реакций растений.

РЕАКЦИЯ ПОЧВ (pH)

Весьма сильно действующим на восприимчивость фактором является реакция почвы, в которой произрастает сорт, именно величина pH. Так, например, в опытах Гейманна обычно устойчивые сорта сахарной свеклы к грибу *Phoma betae* в зависимости от питания, в особенности от реакции

почвы, изменяли поведение в отношении к этому грибу. Если кислотность (pH) не превышает 6.9, все испытываемые сорта остаются здоровыми. При 7.2 уже выступает болезнь в той или иной степени; при pH выше 8.0 на данных почвах все сорта, проявлявшие ранее иммунитет, заболевают при инфекции.

Другими словами, иммунитет сортов сахарной свеклы в данном случае не представляет какой-то константной величины, но есть до некоторой степени функция реакции почвы или функция питания.

Такая же картина наблюдается и у сравнительно восприимчивых сортов сахарной свеклы (тип Клейнванцлебе). Если мы будет испытывать в тех же условиях сравнительно очень устойчивые сорта кормовой свеклы, выявляется следующее в отношении того же гриба: при pH до 7.6 кормовая свекла остается здоровой, при повышении pH выступает заболевание и при 8.1 уже половина бураков обычно бывает поражена.*

Эти факты показывают, что унаследуется, по существу, способность сорта выявлять реакцию в определенных условиях. Иммунитет и восприимчивость являются фенотипами, выявляя только наследственные (генотипические) различия в предрасположениях.

В опытах Чаппа (Chupp, 1928) установлено, что развитие капустной килы на крестоцветных связано с кислотностью почвы. Чем ниже pH почвы, тем выше восприимчивость растения. При pH 7.4 растения не поражались килой; при pH 5.8 все 100% опытных растений поражались килой. Рид и Фэрис (Reed a. Faris, 1924) нашли то же для твердой головни овса — *Ustilago levis*. Только при определенной кислотности (pH между 7.0 и 8.0) в песчаных культурах при 20% влажности и при почвенной температуре 19—20° C овсы (сорта Victor и *Avena nuda inermis*) поражались головней. При этом сорта проявляют различия к величине pH.

ДЕЙСТВИЕ ПОЧВЕННОЙ И ВОЗДУШНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

Иммунитет зависит нередко весьма заметно от почвенной и воздушной температуры и влажности. Так, например, гриб *Gibberella saubinetii* поражает всходы пшеницы при 22—27°. При этих же температурных условиях почвы всходы кукурузы почти не заболевают; стоит, однако, спустить температуру до 8°, как те же самые проростки кукурузы сильно поражаются тем же грибом. Устойчивость, как показал Диксон, связана с соотношением углеводов и пентозанов, которые различны у разных сортов, и определяется в большой мере температурными условиями. Другими словами, в этом случае наглядно видна зависимость иммунитета пшеницы и кукурузы от условий среды, от почвенной температуры.

* Цитируем этот опыт по Гейманну (Gäumann, 1928).

Джонс и Гильман показали, что для заражения капусты грибом *Fusarium conglutinans* существует «критическая температура почвы». При температуре ниже 17° даже восприимчивые сорта не поражаются фузариозом при наличии инфекции в почве. При жарком лете поражаются даже наиболее устойчивые формы. Сорт, устойчивый в холодном климате, теоретически может быть сделан восприимчивым при перенесении в жаркий климат. Практически, однако, устойчивые сорта в штате Висконсин, где производились исследования, проявляли иммунитет от штата Нью-Джерси до Айовы.

Влияние воздушной температуры на изменение устойчивости хорошо видно в опытах Мелхэса (Melhus, 1911) с крестоцветными, заражавшимися искусственно грибом *Albugo candida*. При обычной температуре процент заражения не превышал 5—15, при 10—12° он доходил до 95. Рид показал, что томаты также поражаются сильно *Phytophtora infestans* при низких температурах; то же известно и у винограда в отношении *Plasmopara viticola*. Восприимчивость пшеницы к твердой головне (*Tilletia tritici* и *T. laevis*) особенно, по-видимому, зависит от внешних условий, времени посева зараженных семян (Reed a. Faris, 1924, и др.).

Для сильного заражения твердой головней (*Tilletia tritici* и *T. laevis*) пшеницы благоприятным фактором является низкая температура. Так, в опытах Фэриса при почвенной температуре 5° заразилось 69.8% растений, при 10° — 64.6%, при 15° — 53.8%, при 20° — 15.5% и при 30° — 1.7%, т. е. оптимум восприимчивости лежит при 5°. Эта температура содействует встрече гифов паразита и клеток хозяина, ибо при низкой температуре зародыши пребывают дольше в стадии наибольшей восприимчивости к поражению головней. При этом весьма существенно отметить, что этот температурный оптимум для заражения неодинаков для разных сортов. Для сорта Маркиз, например, оптимум инфекции головней 10°, для сорта Dawson 5° С.

Сорт пшеницы Hope, полученный Мак-Фадденом от скрещивания эммера и мягкой пшеницы, проявляет различную восприимчивость к головне в зависимости от температурных условий. Если его высевать в обычное время (Южная Дакота) весной, то он устойчив к трем физиологическим расам головни — *Tilletia tritici* и двум формам *T. laevis*. Если его сеять в обычное время осенью, то он поражается (средне) всеми пятью расами головни. Дифференциальные посевы с интервалами в неделю (Smith, 1932) показали, что этот сорт является устойчивым при посеве в холодную погоду с тем, что дальнейший рост (выколашивание) идет при высокой температуре. Если держать этот сорт (Hope) при продолжительной низкой температуре, он поражается головней. Другие сорта мягкой пшеницы (например, Jenkin) реагируют иначе, выявляя восприимчивость и при низкой и высокой температуре. В опытах Джейнеса и Стэнтона сорт Маркиз при посеве весной сильно устойчив к вонючей головне

(*Tilletia tritici*). Если же его сеять осенью, то он становится сравнительно восприимчивым к этой головне. То же самое найдено и для другого сорта пшеницы — Turkey. При посеве осенью он сравнительно сильно устойчив, при посеве весной совершенно не поражается головней. Повышенная температура почвы снижает процент заражения сортов овса головней — *Ustilago avenae* (Bartholomew a. Jones, 1923).

По исследованиям Гасснера и Страйба (Gassner u. Straib, 1931), температурные условия имеют исключительно большое влияние на выявление инфекции пшеницы желтой ржавчиной (*Puccinia glumarum*). Только немногие сорта пшеницы в Германии остаются иммунными при всех условиях (см.: Der Züchter, 1931).

ВЛАЖНОСТЬ ПОЧВЫ И ВОЗДУХА. АЭРАЦИЯ ПОЧВЫ

Влажность почвы, так же как и воздуха, нередко является фактором, благоприятствующим заражению и восприимчивости. Это особенно ясно в отношении таких болезней, как ржавчина, мучнистая роса, фитофтора у картофеля, милдью у винограда и головня. Особенно этот фактор проявляется резко в связи с соответствующей температурой.

Так, например, определенно отмечено, что спорынья на пшенице, крайне редкая в обычных условиях, проявляется в виде эпидемии (до 10% растений) при большой влажности воздуха и в результате перемежающейся жары и холода, способствующих открытому цветению пшениц.

Влажность почвы особенно сказывается на предрасположенности к болезням корней, клубней и корнеплодов.

Большая влажность почвы вместе с высокой температурой приостанавливают развитие головни овса (*Ustilago avenae*), и наоборот, слабая увлажненность почвы в пределах обычной температуры сопровождается высоким процентом поражения сортов овса этой головней (Bertholomew a. Jones, 1923).

Тапке (Tapke, 1931) показал, что для заражения пыльной головней (*Ustilago tritici* и *U. nuda*) пшеницы и ячменя необходима определенная влажность воздуха. При низкой влажности воздуха пыльная головня развивается очень слабо. Наоборот, сорта, практически совершенно устойчивые, при повышенной влажности поражались на 91 и 96%. Сорт пшеницы Little Club после заражения головней выдерживался 8 дней при низкой влажности (11—30%) и при высокой влажности (58—85%). В результате первой серии опытов получилось 21.9% инфекции, во второй серии — 94% растений, пораженных головней.

Альберт Говард (Howard, 1921) обращает внимание на исключительную роль в Индии аэрации почвы в развитии грибных болезней и на связь устойчивости сортов с типом корневой системы. Особенно резко эта связь выявляется, по-видимому, в отношении полусапрофитов.

РОЛЬ СВЕТА

Влияние света определенно сказывается на проявлении восприимчивости к паразитическим грибам. Стакман и Пимейзель (Stakman a. Piemeisel, 1917) нашли, что стеблевая ржавчина на пшенице не развивается на этиолированных растениях. То же обнаружено Мэйнзом (Mains, 1917) в опытах с корончатой ржавчиной овса. Темнота задерживает инкубационный период, свет ускоряет его. Если выдержать растения в темноте и тем самым уменьшить выработку углеводов из углекислоты в этих растениях, то они становятся иммунными к поражению ржавчиной. Что дело именно в углеводах, Мэйнз показал на листьях кукурузы, обедненных углеводами путем выдержки в темноте. Помещая этиолированные листья в растворы сахара, он вызвал на них развитие *Puccinia sorghi.* Без достаточного количества CO_2 в воздухе, обеспечивающего нормальное поступление углеводов в листья, сорговая ржавчина не развивается.

Гасснер и Аппель (Gassner u. Appel, 1927) показали, что при дополнительном ночном освещении пшеницы и овса (2000 свечей) число пустул ржавчины (*Puccinia triticina* и *P. coronifera*) возросло в 4 раза. То же самое выяснено и в отношении пшеничной стеблевой ржавчины (Gassner u. Straib, 1928).

Если в отношении ржавчины вопрос о влиянии света сравнительно ясен, то в отношении других паразитов действие этого фактора пока выяснено очень мало и данные противоречивы. В отличие от ржавчины всходы пшеницы поражаются грибом *Gibberella* больше при уменьшении света (Dickson, Eckerson a. Link, 1923); Томас (Thomas, 1921) нашел, что этиолированный сельдерей (*Apium graveolens*) меньше поражается *Septoria apii.*

Действие света в условиях природы переплетается с действием других факторов, как тепла, влажности почвы, воздуха. Действие одних факторов может парализовать действие других.

УДОБРЕНИЕ

Ни нам, ни Стакману и Аамодту не удалось вызвать в поле повышение восприимчивости пшеницы к ржавчине путем усиленного удобрения селитрой. То же отмечают Хенинг и другие авторы. Наоборот, Спинкс и Пантанелли указывают положительное действие азотистых удобрений на пшеницу и фасоль в смысле повышения восприимчивости к ржавчине (*Puccinia glumarum* и *Uromyces fabae*). То же относится к роли калийных удобрений. Мюллер, Мольц, Спинкс, Шафни и Румп указывают на повышение устойчивости в результате внесения калийных солей в почву (в отношении *Puccinia glumarum*, *P. graminis*, *Uromyces pisi*). В других случаях этого не наблюдается. Биффен, Вейс и другие не могли заметить

действия фосфорнокислых солей на восприимчивость хлебных злаков к ржавчине. Гасснер нашел, что удобренные фосфатами хлебные злаки поражались меньше ржавчиной. Это он объясняет тем, что удобренные растения во время развития эпидемии ржавчины уже находились в той стадии, когда *Puccinia graminis* им не была опасна. Из его опытов (Gassner, 1916) явствует, что реакция определяется стадией растения, когда появляется паразит и, сдвигая стадии, можно соответственно менять и отношения растения к ржавчине.

Во всяком случае, простая формула, обычно указывающая на сильное положительное действие азотистых солей в смысле повышения восприимчивости и повышения устойчивости путем внесения солей P_2O_5 и K, приложима в редких случаях. Например, в отношении твердой головни пшеницы и льняной ржавчины азотистые удобрения уменьшают поражение и, наоборот, сильное удобрение фосфорнокислыми солями способствует поражению этими грибами (Bruk, 1923; Hart, 1926). Но, во всяком случае, нельзя совершенно игнорировать роль удобрений в выявлении восприимчивости сортов к инфекционным заболеваниям.

Соли лития повышают стойкость пшеницы к мучнистой росе (Spinks, 1913; Вавилов, 1919). По данным Каспара (Caspar, 1926), азотнокислый кальций уменьшает поражение пшеницы твердой головней. Во многих случаях, например при применении различного вида удобрений, удается проследить определенное действие на повышение или снижение иммунитета.

В последние годы очень важные исследования в этом направлении ведет школа Гасснера в Германии.

Гасснер и Хассебраук (Gassner u. Hassebrauk, 1933) нашли, что соли K и P вызывают значительные изменения в восприимчивости сортов пшеницы к бурой ржавчине. Азотистые соединения, как неорганические, так и органические (аспарагин, гликоколь, мочевина), повышают восприимчивость. Действие азотистых веществ при этом проявляется при условии обеспечения растений источниками углерода.

Противоречия результатов разных авторов нередко обусловливаются разными методами учета поражения. Часто авторы, устанавливающие благоприятное действие N, недоучитывают увеличения поверхности органов растения для инфекции. Условия среды, реакция почвы, стадии развития растений имеют большое значение на проявление действия удобрений.

Действие удобрений сказывается по-разному в отношении различных паразитов в зависимости от других условий среды, а также и от сорта.

ПАРАЗИТЫ И ПОЛУСАПРОФИТЫ

Во многих исследованиях авторы пришли к выводу, что между типичными паразитическими грибами (как ржавчина, мучнистая роса) и полусапрофитическими (как *Gibberella saubinetii*, разные виды *Fusarium*, *Bot-*

rytis) в их отношениях к растениям-хозяевам существует определенное различие. Последняя группа особенно хорошо развивается на ослабленных растениях, первая, наоборот, на нормально развитых растениях. Этим объясняются до известной степени различия в степенях поражаемости теми и другими паразитами в различных условиях среды. Восприимчивость к полусапрофитам особенно подвержена изменению различными факторами внешней среды. Создавая благоприятные условия для роста растений, мы тем самым ослабляем действие полусапрофитов и, наоборот, можем способствовать в отдельных случаях инфекции сортов типичными паразитическими грибами.

Установленные факты свидетельствуют о том, что унаследуется не определенная степень иммунитета или восприимчивости, но норма реагирования на разные условия. Меняя условия среды, можно изменить иммунитет.

ВЛИЯНИЕ СРЕДЫ НА ОТДЕЛЬНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РАСЫ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ГРИБОВ

Дифференциация видов паразитов привела к ревизии старых положений, в частности в отношении взаимодействия среды и иммунитета.

Естественно было бы ожидать, что отдельные компоненты видов различных физиологических рас грибов будут реагировать по-разному на внешние условия. Опыты Гасснера и Шнейдера особенно наглядно показали различное реагирование рас паразитов в отношении температуры. Так, ряд сортов пшеницы, изученных в отношении поражения немецкими расами бурой ржавчины, оказался устойчивым при температуре 20°, при снижении же температуры до 6° и при длительной инкубации до одного месяца эти сорта стали восприимчивыми. В то же время Гасснер и Шнейдер нашли ряд сортов пшеницы, весьма стойких, как однозернянки, сорта Безелер, Диккопф, которые при изменении температуры оказались одинаково устойчивыми. Наиболее стойкие в полевой практике оказались стойкими и в опытах с изменением среды в вегетационном домике.

С желтой ржавчиной проявилось обратное. Выяснилось, что устойчивость сортов повышается с понижением температуры. Джонсон показал, что действием разных температур можно менять реакцию сортов пшеницы к определенным физиологическим формам стеблевой ржавчины. При низкой температуре сорта проявляют иммунитет, при более повышенной они становятся восприимчивыми. Свет также может менять реакцию сорта в отношении определенных физиологических рас ржавчины. Влияние света и тепла в определенных рамках сказывается только на изменении реакции определенных сортов пшеницы и в отношении определенных физиологических рас паразита. Те же сорта в отношении других рас ржавчины не изменяют реакции под действием тепла и света.

РОЛЬ ВОЗРАСТА И СТАДИЙ НА ВОСПРИИМЧИВОСТЬ

Возраст и стадии растений имеют немалое значение для выявления реакции иммунитета. Стакман и Пимейзель (Stakman a. Piemeisel, 1917) показали, что ежа сборная сравнительно одинаково восприимчива в разных стадиях развития к стеблевой ржавчине. У видов пырея и элимуса они установили понижение восприимчивости с возрастом. Тимофеевка и белая полевица (*Agrostis alba*), наоборот, более устойчивы к стеблевой ржавчине в ранних стадиях. Другими словами, можно различать болезни первых стадий роста и болезни взрослых растений.

Различные органы растений поражаются по-разному и обладают различной восприимчивостью. Так, например, у георгинов при заражении *Bacillus felsineus* клубни сильно заболевают, в то время как стебли совершенно не реагируют на инфекцию (Carbone). Мучнистая роса (*Erysiphe graminis*) особенно легко поражает всходы злаков.

Яровизация хлебных злаков, по-видимому, способствует усилению поражения головней некоторых сортов пшеницы и овса, может быть воздействуя не только на ткани, но и на самый головневый гриб. Так, в посевах весной 1933 г. в Детском Селе многие сорта яровизованных овсов и пшениц отличались заметно бо́льшим развитием головни (*Ustilago avenae* и *U. tritici*) по сравнению с контрольными неяровизированными растениями.

По наблюдениям М. Вейдеман (Институт растениеводства), яровизация, смещая время созревания и тем самым сближая или удаляя оптимум развития стеблевой и листовой ржавчин, может у разных сортов или усилить устойчивость, или ослабить.

Яровизация, по-видимому, способствует уходу томатов от поражения вирусными болезнями (Карачевский, 1934).

Овсы, зараженные головней, по-видимому, более поражаются ржавчиной, чем не пораженные головней (Welsh, 1931).

Сопоставление опытных данных по воздействию разных условий среды показывает большую роль факторов среды на изменение иммунитета.

В то же время экспериментальные данные показывают большую стойкость иммунитета в тех случаях, когда мы имеем дело с одними и теми же заболеваниями, с одними и теми же физиологическими расами в обычных условиях полевой культуры. Во многих опытах с пшеницей и овсами при применении различных удобрений наследственные различия растений по иммунитету к ржавчине являются весьма постоянными. Иммунитет сохраняется нередко в самых различных условиях.

В период 1923—1934 гг. нами были поставлены географические опыты по изучению поведения одних и тех же сортов пшеницы в отношении к бурой и желтой ржавчине в разных районах Советского Союза. Как правило, обыкновенно европейские твердые пшеницы, однозернянки, эм-

меры, *Triticum persicum*, *T. timopheevii* всюду проявили себя устойчивыми и к желтой и к бурой ржавчине.

В течение последних лет нам пришлось изучать поведение определенных сортов и видов хлебных злаков в различных странах Азии, Африки, Северной и Южной Америки. Казалось бы, в силу разнообразия расового состава паразитов, разнообразных условий среды можно было ждать различий в поведении одних и тех же сортов в разных странах. Фактически, однако, в том случае, когда можно было точно установить виды и сорта, как правило, мы наблюдали поразительную стойкость иммунитета, притом в самых различных условиях. Так, например, в 1932 г. нам пришлось изучать коллекцию пшениц на опытной станции в Лиме (Перу) в отношении желтой и стеблевой ржавчины, притом в исключительно оптимальных условиях в смысле заражения: при искусственном орошении и наличии влажных туманов, способствующих инфекции. Тем не менее и в этих условиях в отношении желтой ржавчины поведение видов и сортов пшеницы оказалось таким же, каким оно было установлено для других стран. То же самое нам пришлось констатировать в Аргентине, где условия для инфекции пшеницы желтой и стеблевой ржавчиной особенно благоприятны. Наши твердые пшеницы, так же как ряд европейских эммеров, не поражались желтой ржавчиной.

Аргентинские масличные льны чрезвычайно устойчивы к фузариозу, полиспоре и антракнозу. Как показывают наблюдения на Северном Кавказе, под Ленинградом и в других районах СССР, они сохраняют свою устойчивость.

Найденная нами в 1913 г. персидская пшеница (*Triticum persicum*), практически абсолютно устойчивая к мучнистой росе, оказалась столь же стойкой в условиях Японии, Англии, Соединенных Штатов и Канады, как в полевых условиях, так и в вегетационных домиках. Только в Грузии и Армении на родине вида *T. persicum* имеются расы мучнистой росы, несколько (слабо) поражающие некоторые формы этого вида пшеницы.

Поведение сортов и видов пшеницы, резко отличающихся своим иммунитетом в отношении к различным видам ржавчины в нашей стране, как нам пришлось убедиться в 1932 г., в Канаде остается приблизительно таким же. То же самое можно отметить и для Соединенных Штатов. Наши твердые пшеницы (Кубанки, Гарновки), сорта, как Acme, Pentad, Monad, по наблюдениям Стакмана, Мартина и Кларка, отличаются в Северной Америке, как и у нас, иммунитетом к стеблевой ржавчине. То же самое можно сказать об эммерах (Khapli, Vernal).

Сорта мягкой пшеницы — Webster, Hope, Marquis, Kota, Kanred, Кооператорка, — эммеры — Vernal и Khapli — оказались одинаково устойчивыми к желтой ржавчине в полевых условиях в Северной Америке и в Аргентине (Rudorf, 1933).

В опытах Рида и Фэриса иммунные к головне (*Sphacelotheca sorghi*, *S. cruenta*) сорта сорго проявили устойчивость в различных условиях культуры в смысле температуры (от 12 до 37.5° С) и влажности (от 10 до 80%). Рид, Гриффитс и Бриггс в Нью-Йорке провели большие исследования по устойчивости видов и сортов у овса к головне. Их сортовые и видовые характеристики полностью совпадают с нашими, сделанными совершенно независимо в Москве. То же самое можно видеть в опытах Розенштиля (Rosenstiel, 1929), проведенных в Германии. Наши характеристики многочисленных видов культурного и дикого овса, включая определенные сорта, как Mesdag, Burt, Red Rustproof, Fulghum, подтвердились полностью данными Розенштиля.

Сопоставляя данные Годино (Gaudineau, 1932) во Франции о поведении видов и сортов пшеницы, а также *Aegilops ventricosa* и *Ae. triuncialis* с нашими данными в отношении головни *Tilletia tritici*, нельзя не констатировать сходства поведения одних и тех же видов в СССР и во Франции.

Сорта роз ведут себя одинаково в различных странах в отношении мучнистой росы (*Sphaeroteca pannosa*) и ржавчины (*Phragmidium subcorticum*).

Прямой опыт показывает, что имеется немало сортов, которые проявляют иммунитет к комплексу различных рас ржавчины, головни и мучнистой росы в самых разнообразных условиях Старого и Нового Света. Определенный сорт яблонь Northern Spy одинаково устойчив к кровяной тле в Австралии, Англии и других европейских странах.

С другой стороны, нельзя недооценивать значения обратных случаев. Так, кофейное дерево (*Coffea arabica*) на Яве сильно поражается ржавчиной *Hemileia vastatrix* на уровне 1300—1500 м. Выше 1500 м кофейное дерево является устойчивым (Fischer u. Gäumann, 1929). Появление новых физиологических рас грибов в различных районах, конечно, может вызвать и соответствующее изменение реакции сортов. Поведение сортов в вегетационном домике и на поле, как увидим далее, нередко бывает весьма различным в отношении ржавчины, мучнистой росы и других заболеваний.

В монографии по иммунитету растений (Вавилов, 1919) мы привели большое число опытов, поставленных нами по изучению влияния среды на изменение иммунитета к ржавчине и мучнистой росе, и пришли к выводу о сравнительном постоянстве иммунитета к определенным паразитам с точки зрения селекции. Географические посевы в самых отдаленных районах СССР и за границей, опыты с применением различных сочетаний удобрений, а также испытание действия специфических веществ и, наконец, опытные данные по сохранению у так называемых прививочных гибридов специфической для компонентов реакции на иммунитет * свидетельствуют об устойчивости реакции сортов в отношении определенных па-

* См. работы Фишера и Сахли (Ed. Fischer u. G. Sahli).

разитических грибов, что, конечно, значительно облегчает селекцию и введение в культуру иммунных сортов.

Роль среды, как показывает все вышеизложенное, не может быть, однако, обойдена в вопросе об иммунитете. Если практически резко выраженный иммунитет отличается сравнительным постоянством, в особенности если он выявляется в отношении многих физиологических рас паразита одновременно, то всегда приходится быть готовым к возможности его изменения под влиянием отдельных факторов среды и принимать меры к изысканиям путей повышения иммунитета. Приступая к выведению и созданию иммунных сортов, селекционер должен знать специфические особенности этиологии паразитов, в отношении которых ведется селекция на иммунитет; он должен знать специфику взаимоотношений паразита и растений и соответственно вести отбор наиболее стойких и менее подверженных изменению форм.

ВИРУСНЫЕ БОЛЕЗНИ РАСТЕНИЙ

Многие вирусы являются как бы всеядными, поражая растения разных семейств, безотносительно к их филогении. Вирус кольцевой пятнистости поражает роды, относящиеся к 11 разным семействам. Огуречная мозаика поражает 11 родов. В этом отношении вирусы напоминают по действию гормоны и ферменты.

Влияние внешних условий, по-видимому, особенно велико именно на развитие вирусных болезней. Иммунные виды табака при повышении температуры становятся восприимчивыми. Самое пребывание вируса на определенном растении-хозяине меняет его. Так, Джонсон нашел, что табачный вирус может заражать картофель, но обратно с картофеля на табак заражение не удается. Шафни нашел, что табачный вирус, не заражающий прямо картофеля, может поразить его, пройдя предварительно через томат.

Как показано прямыми опытами, некоторые вирусы могут проходить через иммунные ткани, не теряя активности. Тем не менее в пределах видов некоторых растений наблюдаются резкие сортовые отличия к отдельным вирусам. Так, ряд сортов фасоли устойчив к мозаике бобовых, к скручиванию листьев. Сорта фасоли, как Carbett Refugee, Great Northern U I No., Robust Wisconsin Hybrid Wax 536 определенно устойчивы к вирусу 1 (см.: Pierce, 1934). Родовые и видовые амплитуды разных вирусов, поражающих бобовые растения, резко отличны, так как число родов хозяев, поражаемых люцерновым вирусом 2, значительно больше, чем у вирусов 1 и 2, поражающих фасоль (Pierce, 1934). Известны сорта огурца, устойчивые к огуречной мозаике. Наиболее разработан вопрос об устойчивости сахарного тростника к вирусам.

При изучении устойчивости к вирусам приходится учитывать способ распространения их, необходимость наличия определенных насекомых, например тлей, для перенесения некоторых вирусов.

ГЕНЕТИКА ИММУНИТЕТА

Огромное число работ посвящено за последнее десятилетие генетике иммунитета. В новейшей японской сводке по генетике Матсуура (2-е изд., 1933) дал рефераты всех важнейших исследований по генетике иммунитета растений по 1929 г. В особенности ценная критическая сводка современных знаний по наследственности иммунитета составлена датским исследователем Хеннингом Ганзеном (Hansen, 1934); в ней дана и весьма полная библиография по генетике иммунитета по 1932 г.

Генетически особенно детально исследован иммунитет пшеницы в отношении к ржавчине и головне. Этой теме посвящены буквально сотни статей. Численно этот раздел подавляет все остальные работы по генетике иммунитета растений. Значительное число работ проведено по иммунитету овса, кукурузы, картофеля, льна, ячменя, хлопчатника, фасоли, табака, винограда, лука.

Основной правильностью, установленной при скрещивании иммунных и восприимчивых сортов, является подчиненность иммунитета законам Менделя. Первые исследователи наследственности иммунитета, установив факты расщепления при скрещивании устойчивых и восприимчивых форм, возможность сочетания иммунитета с различными признаками других восприимчивых сортов, пытались уложить признак иммунитета в простую моногибридную схему. К таким выводам пришел Биффен (Biffen, 1907), первый установивший подчиненность иммунитета пшеницы к ржавчине менделевским правилам.

Нередко в этих первых работах авторы упрощали явления, схематизировали числовые отношения и до известной степени искусственно укладывали сложные соотношения в простые моногибридные формулы 1 : 3; 1 : 2 : 1. В простые схемы укладывались даже числовые отношения при скрещивании отдаленных форм, например видов пшеницы с разными числами хромосом, невзирая на то, что здесь процесс расщепления выявляет стерильность, неосуществление многих сочетаний, нежизненность многих гамет и зигот, а следовательно, и малую вероятность простых отношений по иммунитету.

Так, например, Биффен при скрещивании мягкой и английской (*T. turgidum*) пшениц установил два фактора, обусловливающих восприимчивость к спорынье, не обратив внимания даже на стерильность при этом скрещивании, которая обусловливает открытое цветение бесплодных

цветков и тем самым — их поражение спорыньей. Как показали наши исследования (Вавилов, 1919), никаких специфических генов иммунитета здесь нет, а появляются бесплодные растения, цветущие открыто, как это обычно бывает у бесплодных цветков злаков, и эти цветки в значительной мере поражаются спорыньей.

Дальнейшие, более углубленные исследования привели к более сложным установлениям. Моногибридное расщепление имеет место, но оно сравнительно редко.

Сопоставляя литературные данные, Ганзен дает перечень установленных моногибридных соотношений. Приводим его в несколько переработанном виде.

Растения	Болезнь	Авторы
Овес.	*Puccinia coronata.*	Davies, Jones, Dietz, Murphy.
»	*P. graminis avenae.*	Dietz, Garber, Griffee, Hayes, Stevenson, Lunden, Waterhouse, Walsh.
»	*Ustilago avenae.*	Barney, Garber, Giddings and Hoover, Reed, Rosenstiel.
»	*U. levis.*	Coffman, Stanton, Bayles, Wiebe, Smith, Tapke, Garber, Giddings, Hoover, Reed.
Капуста.	*Fusarium conglutinans.*	Walker.
Ячмень.	*Helminthosporium californicum.*	Mackie.
»	*Puccinia anomala (simplex).*	Waterhouse.
»	*Rhynchosporium secalis.*	Mackie.
»	*Ustilago nuda.*	Nahmmacher, Zeiner.
»	*Erysiphe graminis hordei.*	Biffen, Dietz, Murphy.
Салат.	*Bremia lactucae.*	Jagger.
Лен.	*Melampsora lini.*	Henry.
Рис.	*Helminthosporium oryzae.*	Nagai, Hara.
Фасоль.	*Colletotrichum lindemuthianum.*	Burkholder, Mc. Rostie, Schreiber.
Тимофеевка.	*Puccinia graminis phlei pratensis.*	Barker, Hayes.
Горох.	*Fusarium ortoceras* var. *pisi.*	Wade.
Картофель.	*Synchytrium endobioticum.*	Salaman, Lesley.
Пшеница.	*Puccinia glumarum.*	Armstrong, Isenbeck.
	P. graminis tritici.	Aamodt, Goulden, Neatby, Welsh, Harrington, Hayes, Stakman, Melchers, Parker, Quisenberry, Waterhouse.
»	*P. triticina.*	Isenbeck, Mains, Leighty, Waterhouse.
»	*Tilletia tritici.*	Briggs, Churchward.
»	*Ustilago tritici.*	Piekenbrock.
»	*Septoria tritici.*	Harrington, Aamodt.
Кукуруза.	*Puccinia sorghi.*	Mains.
Сорго.	*Sphacelotheca sorghi.*	Swanson, Parker.

В подавляющем большинстве приведенных опытов иммунитет явно доминировал.

Дигибридные отношения констатированы у овса в отношении корончатой и стеблевой ржавчины и головни (*Ustilago avenae*), у льна в отношении ржавчины, у фасоли в отношении *Colletotrichum lindemuthianum*, *Fusarium martii phaseoli* и мозаичной болезни, у картофеля в отношении рака и у пшениц в отношении бурой и стеблевой ржавчины, а также твердой головни (*Tilletia tritici*).

Наблюдавшиеся соотношения при дигибридных скрещиваниях были: 9 : 3 : 3 : 1; 15 : 1; 9 : 7; 3 : 13; 12 : 3 : 1.

Из точно установленных тригибридных отношений известен один случай, именно в опыте скрещивания фасоли, устойчивой к *Colletotrichum*, с восприимчивой формой (Schreiber, 1933), когда наблюдалось отношение 27 устойчивых растений на 37 восприимчивых.

Полимерные отношения, без точного определения числа факторов, установлены у следующих растений и в отношении следующих заболеваний (по Ганзену):

Растения	Болезнь	Авторы
Овес.	*Puccinia coronata.*	Parker.
»	*P. graminis avenae.*	Dietz.
»	*Ustilago avenae.*	Barney, Garber, Giddings, Hoover, Hayes, Griffee, Stevenson, Lunden, Nicolaisen, Reed, Wakabayashi, Coffman, Stanton, Bayles, Wiebe, Smith, Tapke, Gaines, Garber, Hoover, Welsh.
Капуста.	*Fusarium conglutinans.*	Walker.
Дыня.	*Erysiphe cichoriacearum.*	Jagger, Scott.
Хлопчатник.	*Fusarium vasinfectum.*	Fahmy.
Ячмень.	*Helminthosporium gramineum.*	Isenbeck.
»	*H. sativum.*	Griffee, Hayes, Stakman, Christensen.
»	*Ustilago nuda.*	Nahmmacher.
Лен.	*Fusarium lini.*	Burnham, Tisdale.
Табак.	*Thielavia basicola.*	Johnson.
Фасоль.	*Colletotrichum lindemuthianum.*	Doornkaat, Koolman, Hammarlund, Reddic.
»	*Fusarium martii phaseoli.*	Burkholder.
Горох.	*Erysiphe communis.*	Hammarlund.
»	*Ascochyta pisi.*	»
Смородина.	*Sphaerotheca mors uvae.*	Lorens.
Рожь.	*Puccinia dispersa.*	Mains, Leighty.
Картофель.	*Phytophtora infestans.*	Müller, Nilsson-Ehle.
»	*Synchytrium endobioticum.*	Müller, Orton, Salaman, Lesley, Shell, Weiss.
Пшеница.	*Erysiphe graminis tritici.*	Вавилов.
»	*Fusarium sp.*	Christensen, Stakman.

Пшеница	*Puccinia glumarum.*	Isenbeck, Nilsson-Ehle, Pesola, Rudorf.
»	*P. graminis tritici.*	Clark, Ausemus, Smith, Harrington, Hayes, Aamodt, Stevenson, Mc. Fadden, Neatby, Goulden, Quisenberry, Stewart, Waldron.
»	*P. tritici.*	Johnson.
»	*Tilletia tritici.*	Aamodt, Gaines, Giesecke, Knorr.
Виноград.	*Plasmopara viticola.*	Seeliger.
Кукуруза.	*Gibberella saubinetii.*	Hoppe, Indoe.
»	*Ustilago zeae.*	Jones.

Большинство изученных случаев наследственности иммунитета при гибридизации выявило его как полимерный признак, обнаружило обычные картины трансгрессии, появления в потомстве гибридов более устойчивых и более восприимчивых растений по сравнению с исходными родительскими формами. Точное число генов, определяющих иммунитет или, обратно, восприимчивость, в случаях полимерного поведения не определялось ввиду сложности изучения. Для этого необходимо детальное изучение F_3 и F_4 при максимально выравненных условиях искусственной инфекции, что выполнимо с большим трудом.

Классическим примером разобранного генетически расщепления по иммунитету является работа Нильсона-Эле с желтой ржавчиной пшеницы (Nilsson-Ehle, 1911), проведенная в полевых условиях.

Немецкий селекционер Рёмер (Roemer, 1933), школа которого в последние годы очень много сделала по изучению специализации паразитических грибов и в области селекции на устойчивость, дает следующую сводку по генетике иммунитета к важнейшим заболеваниям хлебных злаков:

Болезни	Иммунитет	Авторы
Мокрая головня — *Tilletia tritici.*	Рецессивный полимерный.	Knorr.
Пыльная головня — *Ustilago nuda tritici.*	» мономерный.	Piekenbrock, Grevel.
Ячменная головня — *Ustilago nuda hordei.*	Доминантный »	Zeiner.
Овсяная головня — *Ustilago avenae.*	» »	Rosenstiel.
То же.	Доминантный мономерный, димерный и тримерный.	Nicolaisen.
Helminthosporium gramineum.	Доминантный полимерный.	Isenbeck.
Желтая ржавчина — *Puccinia glumarum* на озимой пшенице.	» моно- и полимерный.	Hubert, Isenbeck.

Желтая ржавчина — *Puccinia glumarum* на яровой пшенице.	Рецессивный мономерный.	Isenbeck.
Бурая ржавчина — *Puccinia triticina.*	Доминантный »	»

Некоторые авторы выделяют наряду с основными генами, определяющими иммунитет и восприимчивость, еще гены-модификаторы, усиливающие или ослабляющие иммунитет, но, по существу, эти гены трудно отличимы в полимерных признаках от основных генов.

Весьма вероятно не только наличие однозначных генов иммунитета, дающих простой арифметический результат от сложения их действия, как это имеет место в классическом случае с таким полимерным признаком, как окраска зерна у пшеницы (Nilsson-Ehle), но и разнозначных генов, взаимодействие которых дает более сложный эффект, отличающийся от простого суммирования. Новейшие исследования в генетике, особенно физиологических признаков, как вегетационного периода, заставляют все более и более отходить от схем полимерии и учитывать разнозначность генов и взаимодействие их в выявлении внешнего эффекта.

Исследования Хейса и других показали, что отдельные гены определяют иммунитет одновременно к ряду физиологических рас *Puccinia graminis tritici*, *P. graminis avenae*, *P. sorghi*. Шрейбер (Schreiber, 1933) нашел, что устойчивость сорта фасоли Anthracnose Resistent Pea 22, одновременно не поражающегося 34 расами *Colletotrichum lindemuthianum*, определяется восемью генами, другими словами, многие из этих генов характеризуются плейотропным действием.

Совершенно бесспорным является факт возможности перегруппировки иммунитета с другими признаками сортов при помощи гибридизации в пределах вида. За последние годы селекционерами создан ряд ценнейших иммунных сортов путем скрещивания. Отметим выдающиеся работы аргентинских селекционеров, создавших устойчивые сорта к желтой ржавчине, работы английских, шведских и немецких селекционеров, проведенные в особенности с пшеницей. Все эти работы определенно показали полную возможность создания путем скрещивания новых сочетаний, совмещающих в себе иммунитет к ржавчине и другим заболеваниям.

Случаи сцепления и определенной генетической корреляции между иммунитетом и другими морфологическими и физиологическими признаками сравнительно нередки. Наиболее ясным примером является связь устойчивости красной и желтой окраски чешуй лука с устойчивостью к *Colletotrichum circinans*. В окрашенных чешуях, главным образом в самых наружных, находится соединение фенола — протокатеховая кислота (protocatechic acid), растворимая в воде. Риман нашел путем опытов с заражением гибридов лука тесную связь между их устойчивостью к *Colletotrichum circinans* и пигментом чешуй, показывающую, что пигментация и устойчивость определяются одними и теми же генами. Такой же

случай установлен для сахаристой кукурузы, где ген сахаристости действует отрицательно на устойчивость гибрида. Сахар создает среду, благоприятную для развития паразитов.

Что касается доминантности и рецессивности иммунитета, то в этом отношении наблюдается различное поведение разных сортов при разных заболеваниях. Иммунитет является то рецессивным, то доминирующим. Из 26 опытов скрещивания пшениц на устойчивость к ржавчине и головне, включая внутри- и междувидовые сочетания, реферируемых Матсуура (Matsuura, 1933), в 15 случаях иммунитет доминировал, в 11 он был рецессивным. В случаях резко выраженного физиологического иммунитета обычно при скрещивании с восприимчивыми сортами наблюдается доминирование иммунитета.

Так, в работе Вакабаяши средиземноморский овес *Avena byzantina* (*sterilis*) при скрещивании с *A. orientalis* (34% поражаемости) в первом и втором поколениях не обнаружил головни. В F_3 94 линии оказались при искусственном заражении свободными от головни, 12 линий — пораженными. Вакабаяши (Wakabayashi, 1921) приходит к заключению о наличии трех доминантных генов устойчивости к головне (*Ustilago avenae*) у *A. sterilis*. Джейнес нашел то же самое в отношении *U. levis* у того же вида овса (три доминантных гена). При этом такое поведение проявилось в различных сортовых сочетаниях. В опыте Рида (Reed, Griffiths a. Briggs, 1925) известный, исключительно стойкий к головне (*U. avenae*) сорт Mesdag с черными цветковыми чешуями при скрещивании с восприимчивым *A. nuda* var. *inermis* дал во втором поколении 25.6% пораженных растений. Третье и четвертое поколения подтвердили доминантность иммунитета. Также доминирует обычно в самых разнообразных сортовых сочетаниях устойчивость *A. byzantina* в корончатой ржавчине (Burt×Sixty Day и др.) в опытах Паркера и др.

В опытах Рудорфа сильно устойчивые к желтой ржавчине сорта мягкой китайской пшеницы проявили доминирование иммунитета над восприимчивостью при скрещивании. В наших опытах практически абсолютно устойчивая к мучнистой росе персидская пшеница при скрещивании с разными видами, поражаемыми этим грибом, всегда проявляла доминирование иммунитета.

Признак сильной устойчивости к Aphis доминирует при скрещивании сортов слив (Beach и Maney). Восприимчивые сорта Montmorency и Wyant при скрещивании с устойчивой песчаной вишней (sandcherry) дали устойчивое потомство. Сильно выраженная устойчивость к филлоксере у винограда в опытах Расмусона проявила себя при скрещивании доминантной.

Мэйнз, Лейтли и Джонстон скрестили два сорта пшеницы Фулькастер и Канред, из которых первый устойчив к расе 9 бурой ржавчины, а последний восприимчив. Второе поколение, так же как и первое, вело себя

в смысле доминантности по-разному в зависимости от фазы развития. В фазе всходов восприимчивость оказалась доминирующей в отношении иммунитета 3 : 1. В более поздних фазах гетерозиготные растения изменили свою реакцию и стали более устойчивыми. Гомозиготные растения, как устойчивые, так и восприимчивые, сохранили свою реакцию во всех фазах.

Исследования Хейса и Аамодта (Hayes, Aamodt, 1923, 1925), Гульдена (Goulden, 1929) и Квизенберри (Quisenberry, 1930) показали отчетливо, что нельзя заключить по поведению всходов гибридов пшеницы в оранжерее при искусственном заражении ржавчиной о поведении их в полевых условиях. Гульден, Нитби и Уэлш (Goulden, Neatby a. Welsh, 1928, 1931) нашли, что в то время как гибрид пшеницы Н-44-24×Маркиз расщеплялся в фазе всходов в вегетационном домике как типичный дигибрид в отношении физиологических рас *Puccinia graminis tritici* 21 и 31, в поле этот гибрид проявлял моногибридное расщепление.

В общем работы американских исследователей (Соединенные Штаты и Канада) показывают в отношении ржавчин большую восприимчивость всходов. Гасснер в Уругвае пришел к противоположному выводу, установив, что устойчивость к *P. graminis* и *P. coronifera* у пшениц, ячменя и овса уменьшается с возрастом. Это противоречие объясняется тем, что Гасснер вел наблюдения исключительно в поле; другие же авторы сравнивали поведение всходов в оранжерее с поведением взрослых растений в поле, где, как известно, устойчивость злаков возрастает с повышением температуры.

Хонекер (Honecker, 1934) показал, что доминирование и рецессивность иммунитета к мучнистой росе связана с условиями инфекции. Так, при 15—25° С и рассеянном свете молодые растеньица ячменя выявили рецессивность иммунитета. Наоборот, при 25—35° на интенсивном прямом свету рецессивной проявила себя восприимчивость, иммунитет доминировал. Поэтому при генетическом изучении иммунитета надо учитывать условия инфекции, и сопоставление опытов с заражением молодых растеньиц в вегетационном домике не всегда сравнимо с поведением взрослых растений в поле.

Практически очень существенно отметить, что по поведению сорта в оранжерее нельзя всегда судить о том, как он будет вести себя в поле. Возрастные отличия могут сопровождаться разной реакцией в отношении узко специализированных паразитов. Это доказано в отношении стеблевой ржавчины пшеницы и овса.

СКРЕЩИВАНИЕ ОТДАЛЕННЫХ ВИДОВ

В скрещивании разных видов, далеко отстоящих, отличающихся разным числом хромосом, отношения при расщеплении обычно сложнее, что связано с отсутствием конъюгации у части хромосом, с проявлением сте-

рильности, неосуществлением многих сочетаний из-за нежизненности гамет или зигот, множеством генов, различающих виды.

Хотя удачное сочетание желательных свойств и значительно труднее при отдаленных скрещиваниях, тем не менее, как показывает прямой опыт, и оно осуществлено в ряде опытов. Мак-Фаддену в Южной Дакоте удалось получить ценные сорта Hope и Н-44-24 от скрещивания *Triticum vulgare*×*T. dicoccum*. Гибриды устойчивы к головне. Хейс получил сорт Marquillo от скрещивания *T. durum*×*T. vulgare*, устойчивый к ржавчине; Гульден получил интересные формы от скрещивания Маркиза (*T. vulgare*) с Pentad (*T. durum*). Такие же гибриды получены у нас в Саратове, Одессе и в Кинеле (П. Н. Константинов).

Процесс расщепления у таких гибридов идет сложно. В потомстве гибридов наблюдается относительная корреляция между устойчивостью к ржавчине и рядом морфологических признаков *T. durum* и *T. dicoccum*. Хейс, Паркер и Куртцвелл отмечают, что в их скрещиваниях *T. vulgare* с *T. durum* и *T. dicoccum* в F_3 на общее число в 20 000 с лишним наблюдались лишь немногие формы, сочетавшие признак иммунитета с колосом *T. vulgare*.

Рядом исследователей (Sax, Tochinai и Kihara) установлена определенная связь между числом хромосом и иммунитетом при скрещивании разнохромосомных видов пшеницы. Тем не менее эта связь не абсолютная, как вначале полагали Сакс, Кихара и Томсон, а относительная. Томсон и Стевенсон нашли в потомстве таких междувидовых гибридов формы с 42 хромосомами, похожие на *T. vulgare*, столь же устойчивые, как твердые пшеницы и особи с 28 хромосомами, похожие на *T. durum*, столь же поражаемые, как и мягкие пшеницы. К таким же выводам пришел Селекционно-генетический институт в Одессе (А. А. и Л. А. Сапегины и Гешеле) и Харрингтон в Канаде, работая в большом масштабе.

Это подтверждается и тем, что, например, абиссинские твердые пшеницы, имеющие такое же число хромосом, как средиземноморские и наши обычные сорта этого вида, отличаются от последних сравнительной восприимчивостью к бурой ржавчине. К. О. Мюллер (Müller, 1928) при скрещивании устойчивых и поражаемых видов картофеля не нашел сцепления восприимчивости к фитофторе с такими свойствами, как продуктивность, скороспелость, окраска клубней и др. В опытах Эд. Фишера с гибридами видов рябины *Sorbus aucuparia* и *S. aria*, из которых первый устойчив к ржавчине *Gymnosporangium tremelloides*, а второй восприимчив, также иммунитет мог быть сочетаем с любой формой листа. В F_2 расщепление идет по форме листа от простой нерассеченной формы типа *aria* до сложного перистого строения *aucuparia*. Восприимчивость и, обратно, иммунитет удалось связать с обоими типами листвы.

Связь иммунитета с признаками исходных видов *T. vulgare* и *T. durum* или *T. dicoccum*, отмечаемая часто, если не в абсолютной форме, то

в известной числовой выраженности, представляет собой не обычное генетическое сцепление, но по-видимому, объясняется ненормальностями в конъюгации хромосом.

При возможности восстановления плодовитости отдаленных гибридов, как это имеет место при амфидиплоидии, например у табака (Костов, Эгиз и др.), у гибридов капусты и редьки (Карпеченко), у *Brassica napocampestris* от скрещивания *B. napus* и *B. campestris* (Frandsen u. Winge, 1932), теоретически открываются возможности использовать и более отдаленные скрещивания в целях создания иммунных форм.

Вегетативное размножение дает возможность широкого использования отдаленных гибридов у плодовых и ягодных растений, у картофеля, сахарного тростника.

В этом отношении чрезвычайно интересна работа Бремера на Яве с сахарным тростником (Bremer, 1928). Был скрещен культурный тростник *Saccharum officinarum* с диким *S. spontaneum*, устойчивым к двум бичам культуры этого растения, именно к мозаичной болезни Gelestrepenziekte и к Sereh, напоминающей курчавость листвы у картофеля. Оба вида тростника дают легко плодовитые гибриды, хотя *S. officinarum* имеет 40 хромосом (гаплоидное число), а *S. spontaneum* 56 хромосом. В F_1 число хромосом равно 136 (2n) вместо ожидаемых 96, что обусловливается удвоением хромосом у материнского растения с 40 хромосомами или во время оплодотворения, или в зиготе, непосредственно после оплодотворения. Это удвоение хромосом часто имеет место у *S. officinarum* при скрещивании с отдаленными видами. При этом у парного вида удвоения хромосом в ядре спермиев не происходит. Первое поколение гибридов *S. officinarum*×*S. spontaneum* с 136 хромосомами отличается иммунитетом к обоим заболеваниям. При редукционном делении у гибридов F_1 половые клетки имеют по 68 хромосом (половина 136) или несколько варьируют в числе за отсутствием конъюгации. Эти 68 хромосом составлены из 40 хромосом *S. officinarum* и 28 *S. spontaneum*.

При скрещивании F_1 обратно с *S. officinarum* (второе «облагораживание») получаются формы с 148 хромосомами, из которых 120 ведут начало от *S. officinarum*, 28 от *S. spontaneum*. И в этом случае растение после возвратного скрещивания иммунно к обеим болезням, но сахару в нем, как и в F_1, еще недостаточно (меньше, чем в исходном культурном родителе).

Продолжим «облагораживание» (третье), скрещивая растения, получившиеся в результате первого возвратного скрещивания, снова с *S. officinarum*. Полученные растения имеют 114 хромосом (приблизительно), из них 100 от *S. officinarum* и только 14 от *S. spontaneum*.

Получившиеся растения очень стойки к мозаичности и совершенно иммунны к курчавости Sereh. Они весьма богаты сахаром, иногда превосходят в этом отношении даже культурного родителя. Эти растения размножают вегетативно.

Таким образом был выведен иммунный сорт Р. О. J. 2878, превзошедший по сахаристости все старые китайские культурные сорта сахарного тростника. С 1922 г. он размножается вегетативно, и в 1928 г. под ним было занято 60% всей площади на Яве, возделываемой под сахарным тростником.

Когда Бремер продолжил возвратное скрещивание (четвертое «облагораживание»), то получились восприимчивые растения. Другими словами, путем соответствующего сочетания хромосом при помощи возвратных скрещиваний удалось решить важнейшую практическую задачу создания высокопродуктивных и иммунных форм сахарного тростника, ныне угрожающего европейской и американской культуре сахарной свеклы.

Получение иммунных гибридов произошло вследствие привнесения новых генов от иммунного вида. Само по себе удвоение хромосом не изменяет иммунитета, по крайней мере в ряде случаев. Так, например, Клебан нашел, что тетраплоидный томат (*Solanum lycopersicum gigas*) также восприимчив к *Septoria lycopersici*, как обычный томат.

Для селекции имеет большое значение сочетание одновременно в одном и том же сорте иммунитета к нескольким заболеваниям. Многие обособленные виды растений отличаются иммунитетом одновременно к нескольким болезням и к большому числу физиологических рас паразитов. Обусловлен ли иммунитет в этих случаях плейотропным действием одних и тех же генов или сцеплением различных генов, покажут дальнейшие исследования.

Во всяком случае, распределение иммунитета дает много примеров такого рода связей.

Генетически в ряде опытов показана возможность соединения иммунитета в одном и том же сорте к нескольким заболеваниям. Рид и Уэлш нашли, что устойчивость к *Ustilago avenae* и *U. levis* у некоторых сортов, например у Месдаг, обусловливается одним и тем же геном или тесно сцепленными генами. В других случаях, например при скрещивании *Avena sativa* × *A. byzantina* (Early Gothland × Monarch), гены устойчивости к этим видам головни независимы.

У многих рас *A. byzantina*, так же как и *A. brevis* и *A. strigosa*, устойчивость к головне связана с устойчивостью к корончатой ржавчине, и путем скрещивания с *A. sativa* первого из этих видов можно получить сорта, устойчивые одновременно к обоим заболеваниям.

Факты сцепления иммунитета к желтой и бурой ржавчине установлены у пшеницы (Hayes, Aamodt, Stevenson, 1927). Уотерхауз нашел в одном из скрещиваний мягких пшениц связность иммунитета к одной из наиболее вирулентных рас мучнистой росы (*Erysiphe graminis tritici*) одновременно с иммунитетом к вирулентной расе бурой ржавчины (*Puccinia triticina* f. *australia* I). Губерт (Hubert, 1931) соединил иммунитет к бурой и желтой ржавчине в одном и том же сорте пшеницы.

Суммируя критически итоги генетических исследований, приходится подчеркнуть генетическую сложность иммунитета. По-видимому, многие из установленных простых менделевских отношений применительно к целым видам паразитов нуждаются в пересмотре, что вызывается уже самим фактом разнообразия физиологических рас в пределах видов паразитических грибов, с которыми в прошлом не считались и тем не менее находили простые отношения. В свете современных дифференциальных представлений о паразитах простые числа в расщеплении в отношении сложного комплекса физиологических рас паразита представляются результатом схематизации подсчетов. Наличие в природе среди сортов дифференциальной гаммы наследственных различий в отношении восприимчивости опять-таки указывает на большое число факторов, определяющих иммунитет.

Установление многообразия физиологических рас паразитов усложнило сильно методику генетических исследований. При постановке опытов по генетике на иммунитет ныне приходится дифференцировать изучаемого паразита на отдельные расы. Пока это делалось главным образом в отношении *Puccinia graminis tritici*. Но несомненно, и при работе с желтой и бурой ржавчиной пшеницы, а также с головней расчленение физиологических рас при точных генетических исследованиях является обязательным (см. Neatby и др.). И, наконец, самое исследование генетики иммунитета нельзя вести без учета условий среды, ибо реакция растений нередко зависит значительно от условий температуры и влажности. Притом разные расы грибов могут по-разному реагировать на один и тот же фактор; и численные соотношения при расщеплении могут быть различными при разных условиях. Гордон нашел, например, что одна из линий овса Juanette проявляла разное отношение к физиологическим расам *P. graminis avenae* 1, 2, 3 и 5 при низкой температуре (57.4° F) и при высокой (75.4° F). При низкой температуре этот сорт был устойчив к формам 1, 3 и 4 и гетерозиготен к 5, а при высокой температуре он был гетерозиготен к формам 1 и 3 и восприимчив к 4 и 5.

СЕЛЕКЦИЯ ИММУННЫХ СОРТОВ

Несмотря на недостаточную генетическую разработку иммунитета растений, селекционная работа развернулась очень широко в последние десятилетия. Почти каждая селекционная станция ведет ныне работы в большем или меньшем масштабе по селекции на иммунитет. Особенно интенсивно развернулась работа в Штатах Северной Америки, в Канаде, Аргентине, Швеции, Германии, Англии. Многие из новейших сортов пшеницы действительно отличаются сравнительной стойкостью к ржавчине.

Ряд новых американских сортов пшеницы устойчив к головне. То же можно сказать о сортах овса. Отметим широкую работу по гибридизации видов винограда для получения так называемых прямых производителей, стойких к филлоксере и милдью. Вместо обычного подыскивания родительских форм и использования затем для селекции первого поколения, в новейшее время, главным образом в Германии, в Институте проф. Баура в Мюнхеберге, все внимание направлено на нахождение ценных сочетаний во втором поколении, для чего проводится в широком масштабе гибридизация с доведением второго поколения до нескольких миллионов растений, заражая их искусственно в парниках и выбраковывая все восприимчивые растения. Оставшиеся немногие устойчивые растения подвергаются дальнейшему тщательному изучению. В большом масштабе аналогичная работа с виноградом поставлена в последние годы у нас на опытной станции по виноградарству в Одессе.

В Англии особенно интересна работа Биффена по созданию пшеницы, устойчивой к желтой ржавчине. Из наиболее интересных американских работ отметим исследования Миннесотской станции, где работают совместно фитопатологи Стакман, Левин и селекционер Хейс. В Канзасе интересна работа по устойчивости к шведской мухе, проводимая под руководством д-ра Паркера. В Канаде в новейшее время развернулись широко работы по иммунитету пшеницы на опытной станции в Виннипеге, где ведется комплексная работа фитопатологов, селекционеров, биохимиков и физиологов.

Отметим большие работы по селекции картофеля, по отношению к картофельному раку, как в западноевропейских странах, так и в Штатах Северной Америки. В отношении фитофторы и вирусов в особенности важны комплексные работы Берлинского биологического института и голландские работы, возглавляемые Кванье (Quanjer).

У растений, размножаемых вегетативно, широко используется межвидовая гибридизация, например у винограда, картофеля, плодовых деревьев. У растений, размножаемых семенами, практически наиболее эффективной оказалась гибридизация в пределах близких видов или одного и того же вида.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ИММУНИТЕТА РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ

При селекции на иммунитет необходимо учитывать: 1) наличие различных физиологических рас паразита, 2) области распространения различных физиологических рас, 3) сортовые различия в отношении различных рас паразита, 4) возможность сочетания в одном сорте устойчивости к разным расам паразита, 5) возможность выведения сортов, устойчивых

к нескольким болезням. Решающими моментами в селекции на иммунитет являются индивидуальность паразита, в отношении которого ведется отбор устойчивых форм, и индивидуальность исходных сортов. Основные правильности в распределении иммунитета среди сортов, установленные нами в книге «Иммунитет...» (Вавилов, 1919), сводятся к следующим положениям.

1. Чем слабее выражена специализация паразита по родам и видам растений-хозяев, тем меньше шансов на существование (а следовательно, и нахождение) иммунных сортов.

Раз гриб не разбирает родовых и видовых особенностей, мало вероятно, чтобы он реагировал и на сравнительно менее глубокие морфологические и физиологические особенности сортов в пределах одного из видов, входящего в круг его хозяев. Наоборот, узкая специализация, ограниченная пределами одного или немногих близко стоящих видов, как правило, связана с различиями в реагировании паразита на сортовые особенности. Открытие в последние годы в пределах специализованных видов паразитов большого числа физиологических рас усложняет взаимоотношения. Но в целом и оно подтверждает общую правильность. Там, где есть видовая или даже расовая специализация паразита, можно искать иммунные сорта.* Исследованию на иммунитет сортов логически

---

* Как на исключение из этого правила известный уредииолог Артур ссылается на работу Ханджерфорда и Оуэнса (Hungerford a. Owens, 1923, стр. 363—402), в которой авторы указывают, что вид *Puccinia glumarum tritici* заражает 59 видов, принадлежащих родам *Elymus, Bromus, Phalaris* и др. В то же время, как известно, огромное число существующих сортов пшеницы (не менее половины) проявляет иммунитет к этому грибу. Из этого факта Артур заключает, что слабая специализация не исключает существования иммунных сортов в пределах вида (Arthur, 1929, стр. 261).

В работе Ханджерфорда и Оуэнса наряду с данными об искусственном заражении всходов *Phalaris canariensis* L., *Bromus inermis* Leyss., *Bromus tectorum* L., *Elymus australis* Scribn. пшеничной желтой ржавчиной приводятся многочисленные результаты полевых и оранжерейных наблюдений над видами и сортами пшеницы, проявляющими резкие различия по иммунитету к желтой ржавчине. При этом характеристика сортов мягких, твердых и карликовых пшениц, а также эммеров и однозернянок совпадает с нашими данными в СССР, так же как с наблюдениями в Германии, Швеции, Франции и Аргентине. Данные авторов об отсутствии узкой специализации желтой ржавчины. (*P. glumarum tritici*) стоят в противоречии с точно установленными новейшими данными о наличии узко специализованных 17 физиологических рас пшеничной желтой ржавчины (Roemer, 1933; Gassner, 1934). Необходимы дальнейшие исследования. Возможно, что в части опытов Ханджерфорда и Оуэнса по специализации желтая ржавчина была принесена с семенами, что нередко имеет место и даже привело Эриксона к теории микроплазмы. Желтая ржавчина несомненно представлена многими расами, приуроченными (как и стеблевая ржавчина) к широкому кругу злаков, включая *Phalaris* и *Bromus*, и не исключена возможность, что в семенах, с которыми имели дело

должно предшествовать изучение специализации паразитов, а также вирусных болезней.

2. Вторая правильность заключается в том, что **распределение иммунитета к узко специализированным паразитам в большей мере связано с генетической дифференциацией сортов.** Чем глубже проходит генетическая и физиологическая дифференциация в пределах данного растения, чем резче разбито оно на виды (как, например, у овса, пшеницы, хлопчатника, включительно до различий по числу хромосом), чем яснее вид или группа культурных видов дифференцированы географически, тем вероятнее нахождение иммунных форм. Обратно, отсутствие дифференциации растения и географическое единство вида обусловливают малую вероятность нахождения резких контрастов по реакции иммунитета.

Эти правильности, подтверждаемые на огромном числе фактов, известных для многих растений, по существу вытекают из эволюционного учения. Эволюция паразитов до известной степени неотделима от эволюции растений-хозяев.

Новейшие данные по дифференциации видов паразитов на физиологические расы подтверждают это положение. Просматривая характеристики сортов в отношении отдельных физиологических рас, можно видеть, что реакции идут в целом в соответствии с филогенетической дифференциацией видов и географических групп пшеницы, овса, ячменя, роз, винограда и т. д. Отдельные расы паразитов только более ограничены в круге хозяев видов и сортов, чем другие; одни из них обладают более выраженной избирательной способностью, чем другие.* Так, по данным С. П. Зыбиной (Институт растениеводства), по наблюдениям в Ленинградской области (Детское Село), в ЦЧО (Степная станция) и на Северном Кавказе (Отрада-Кубанская), а также по данным искусственного заражения в вегетационном домике, в распределении иммунитета к грибным заболеваниям среди сортов льна обнаружились следующие географические правильности:

Ханджерфорд и Оуэнс, была уже инфекция. Нам приходилось констатировать такие факты с *Puccinia glumarum* у пшеницы и *Erysiphe graminis* у *Avena pubescens* в условиях, когда эти грибы развивались в изоляторе в оранжерее без инфекции извне. С другой стороны, из всех опытов, в том числе и Ханджерфорда и Оуэнса, явствует, что заражение всходов в условиях обычной увлажненной искусственной обстановки в оранжерее идет сильнее, чем в обычных условиях в поле. Сорт Норе, по наблюдениям Рудорфа (Rudorf, 1933) в Аргентине, восприимчив в фазе всходов к желтой ржавчине при искусственном заражении и в то же время очень устойчив в поле.

* См., например, нашу работу «Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов» (Вавилов, 1913), где дана полевая характеристика видов и сортов пшеницы в отношении к бурой ржавчине — *Puccinia triticina*, и новую работу Калничеану (Calniceanu, 1933).

	По отношению		
	Melampsora lini	*Colletotrichum linicolum*	*Polyspora lini*
1. Средиземноморские крупносемянные сорта льна (Алжир, Марокко, Палестина, Тунис, Кипр).	Весьма устойчивы.	Устойчивы.	Средне устойчивы.
2. Аргентинские сорта.	То же.	»	Устойчивы.
3. Индийские сорта.	Весьма восприимчивы.	Восприимчивы.	Восприимчивы.
4. Абиссинские сорта.	Восприимчивы.	»	»
5. Среднеазиатские сорта (Таджикистан, Узбекистан).	»	»	»
6. Малоазиатские сорта (анатолийские).	»	»	»
7. Западнокитайские сорта (Кашгария).	»	»	»
8. Афганские сорта.	»	»	»
9. Украинские промежуточные сорта.	Средне устойчивы.	»	»
10. Европейские долгунцы.	» »	»	»

Приведенная характеристика географических групп основана на испытании нескольких сот образцов, хорошо подобранных и дающих полное представление о мировом сортовом разнообразии льна. Совершенно отчетливо по иммунитету выделяются средиземноморские крупносемянные формы (macrospermae) и их производные — аргентинские льны. Эти сорта генетически составляют особую группу льнов. Также иммунитет широко распространен и среди северных долгунцовых форм, широко возделываемых на севере европейской части СССР. Наоборот, Индия, Абиссиния, Средняя Азия (включая Афганистан), внутренняя Малая Азия представлены в подавляющем большинстве своих эндемичных сортов льна сильно восприимчивыми формами.

ПЕРСПЕКТИВЫ СЕЛЕКЦИИ НА ИММУНИТЕТ

Огромный новый и видовой и сортовой материал, вскрытый новейшими исследованиями Института растениеводства, по большинству важнейших культурных растений подводит новую базу для работы по иммунитету. Колоссальный новый сортовой материал по пшенице, овсу, льну, картофелю, кукурузе, хлопчатнику ставит на очередь необходимость планомерного изучения реакций разных сортов, разных разновидностей, географических групп сортов к определенным паразитам. В первую очередь исследование должно быть направлено на систематическое изучение

распределения иммунитета по видам и сортам, по отдельным географическим расам растений в отношении важнейших заболеваний.

Основной задачей для выработки конкретной теории селекции на иммунитет является разработка учения о подборе пар для скрещивания. Разработанное за последние годы заново учение о видовом составе культурных растений открыло новые горизонты и для иммунитета. Новый исходный материал, находящийся ныне в распоряжении советской селекции, должен быть детально изучен в отношении поведения к заболеваниям важнейшими паразитами. Эта работа даст основу плановой селекции на иммунитет.

Так, например, при селекции картофеля на иммунитет к фитофторе решающее значение должно иметь использование диких видов мексиканского картофеля, устойчивых к фитофторе. Исследованиями С. М. Букасова выяснено, что вся мексиканская группа разнообразных видов дикого картофеля в отличие от южноамериканских культурных форм иммунна к фитофторе (*Solanum demissum*, *S. antipoviczii* и др.).

Среди пшениц обнаружен ряд новых видов, как *Triticum timopheevii*, *T. persicum*, исключительно устойчивых к различным заболеваниям. Испытания найденного в Грузии *T. timopheevii* показали устойчивость этого вида не только к мучнистой росе и ржавчине, но также к фузариозам (Диксон).

Наиболее стойкой группой пшениц к разным заболеваниям является группа культурных видов, характеризующаяся 28 хромосомами, среди которой обнаружены наиболее крайние варианты в смысле устойчивости к разным видам ржавчины, головни и мучнистой росы (*T. durum* subsp. *expansum*, *T. persicum*, *T. timopheevii*, ряд географических рас *T. dicoccum*, исключительно иммунных к ржавчине, мучнистой росе и головне). Установление большого числа новых разновидностей и видов среди этой группы пшениц заставляет направить внимание при селекции на иммунитет прежде всего на эту группу. Группа 14-хромосомных пшениц хотя и включает исключительно стойкие формы и даже в целом характеризуется иммунитетом, как показали опыты, труднее поддается практическому использованию путем скрещивания; это связано с ее генетической обособленностью.

Отдельные географические расы, так же как и виды растений, резко отличаются по иммунитету. Целые области характеризуются иммунными сортами в отношении определенных паразитов. Так, например, для европейской селекции на иммунитет плодовых деревьев исключительный интерес представляют виды и сорта груш, яблонь, персика, айвы и слив Китая и Японии, устойчивых к нашим заболеваниям. То же можно сказать о пшеницах. Твердые пшеницы Абиссинии сравнительно восприимчивы к бурой ржавчине. Твердые пшеницы Европы и стран, расположенных по берегам Средиземного моря, отличаются резко выраженным

иммунитетом к бурой и желтой ржавчине. Целые географические группы льна (Аргентина, Марокко) проявляют иммунитет в отношении фузариоза, полиспоры и ржавчины. Многие наши северные расы прядильного льна устойчивы также к этим заболеваниям.

Изучение одного за другим растения в их мировом сортовом разнообразии в целях выделения наиболее стойких форм в отношении различных заболеваний, установление правильностей в распределении иммунитета и подбор наиболее целесообразных пар для скрещивания — такова основная конкретная задача ближайших лет. Огромный новый сортовой и даже видовой материал по культурным растениям, новое представление о культурных растениях делают эту задачу исключительно актуальной и неотложной. Эта работа, несмотря на всю ее важность, до сих пор еще не выполнена.

У растений перекрестноопыляющихся, как кукуруза, подсолнечник, рожь, свекла, возможно подойти к получению устойчивых форм к узко специализованным паразитам также путем инцухта (или инбридинга), выделяя линии, наименее поражаемые при искусственном заражении. Так, ряду американских селекционеров удалось вывести сравнительно стойкие к головне (*Ustilago zeae*) сорта кукурузы именно путем применения инцухта. Отдельные линии, как показали прямые опыты, в пределах одного и того же инцухтированного сорта резко отличались по устойчивости к головне. Путем дальнейшего отбора и скрещивания таких линий между собой созданы более стойкие сорта (Immer, 1927).

Опыты Хейса, Стакмана, Гриффи и Христенсена (Hayes, Stakman, Grieffee a. Christensen, 1924) показали, что обычные сорта кукурузы весьма гетерозиготны в отношении иммунитета к головне и что путем принудительного самоопыления можно выделить весьма стойкие линии, обладающие наследственными отличиями по иммунитету. Это указывает, по их мнению, на то, что число генов, определяющих иммунитет к головне у кукурузы, сравнительно невелико. Самая локализация инфекции головни оказалась связанной с наследственными различиями линий. У одних форм больше заражался початок, у других метелка, у третьих нижние узлы стебля, у четвертых инфекция проявлялась на целом растении.

Второй момент в дальнейшей работе селекционера — это необходимость внедрения географического принципа в исследование иммунитета. Американские и немецкие исследователи пошли по пути дифференциации паразитов, изучив расовый состав в отдельных районах и областях. Несомненно, и нам придется развивать работу в этом направлении. Значение географических рас паразитов нельзя недооценивать, примером чему служит установление резких различий географических рас заразихи подсолнечника на Кубани и в Нижнем Поволжье. Кубанская раса так называемой злой заразихи оказалась поражающей все устойчивые сорта подсолнечника, выведенные в Саратове.

Для видов ржавчины и головни хлебных злаков необходимо немедленно приступить к установлению физиологических рас в основных земледельческих районах СССР. Надо выяснить наиболее распространенные и наиболее вирулентные, наиболее опасные расы. На центральных станциях должны культивироваться со всеми предосторожностями все расы, как это делают в Канаде, Соединенных Штатах и Германии, для предварительного испытания отношения к ним селекционных сортов. Необходимо иметь специальные оранжереи для проведения опытов как по изучению физиологических рас, так и в целях искусственной инфекции ввиду возможности существования различных физиологических рас.*

Очень поучителен пример селекции сорго на устойчивость к головне *Sphacelotheca sorghi*. Долгое время сорта Мило, Хегери и Фетерита считались иммунными к этой ржавчине как при искусственном заражении, так и в обычных полевых условиях. В 1923 г., однако, эта головня была найдена на сорте Мило в некоторых местностях Канзаса, Новой Мексики и в Техасе. В 1924 г. она была установлена не только на сорте Мило, но и на Хегери. Экспериментами было установлено, что это особая физиологическая раса головни, к которой иммунен только сорт Фетерита. Сорта Мило и Хегери не потеряли иммунитета к прежней головне, но появилась новая раса головни, к которой эти сорта неустойчивы.

Приступая к исследованию физиологических рас паразитов, одновременно необходимо использовать географические возможности нашей страны, изучение поведения определенных ассортиментов того или другого растения в географическом разрезе.

К географическому изучению поведения сортов или к испытанию реакции на географические комплексы рас паразитов (например, головни) побуждает сравнительно малая исследованность расового состава паразитов. Фитопатология только приступила к дифференциальному изучению паразитов. Так же как в отношении состава самих культурных растений и их ближайших диких родичей, мы только приступили к вскрытию видового состава и уже в короткое время обнаружили огромное число неизвестных в прошлом видов и разновидностей пшениц, картофеля и других растений. Теоретически весьма вероятно, что число физиологических рас паразитов много больше, чем установлено до сих пор. Чем ближе мы будем подходить к очагам основного видо- и формо-

---

* Наиболее разработанный тип установок, проверенный опытом, имеется в Виннипегской лаборатории по изучению ржавчины в Канаде, в Сант-Пауле в Миннесоте у д-ра Стакмана и у д-ра Рёмера в Галле, Германия. Вегетационный дом или оранжерея делится на камеры для изоляции отдельных рас грибов. Описание методики инфекции и устройства оранжерей имеется в статье Рёмера (Roemer, 1933) и в отчетах Виннипегской станции (например, в статье Ньютона и Джонсона, — Newton a. Johnson, 1932), а также в книге Артура (Arthur, 1929, последняя глава).

образования культурных растений и ближайших к ним диких видов, тем вероятнее нахождение новых рас соответствующих им паразитов. Нахождение особых форм *Puccinia graminis* в Иране и Западном Китае на барбарисе (Вавилов, 1919), особой головни *Ustilago* на ржи, именно в первичной области видо- и формообразования ржи и пшеницы, показывает вероятность вскрытия расового многообразия паразитов. Ведя дифференциальное изучение рас и отношения к ним сортов, исследователь должен теперь же для экономии сил и большей практической результативности селекции приступить к изучению иммунитета в широком географическом разрезе путем посевов стандартных сортов с включением, по возможности, крайних ботанических вариантов. Высевы и изучение отношения к паразитам должны производиться в оптимальных условиях для инфекции и во всех основных районах культуры данного растения. Другими словами, мы считаем необходимым планомерный высев основных ассортиментов в течение нескольких лет в разных районах, в разных условиях или проведение опытов с искусственным заражением образцами паразитов, собранных планомерно из разных мест настоящей и возможной культуры данного растения. Это даст возможность в короткое время получить сортовую характеристику в отношении к главнейшим заболеваниям, хотя бы на первое время без точного знания физиологических компонентов географических комплексов паразитов.

Совершенно неотложной является разработка методики инфекции сортов. Если в отношении некоторых заболеваний в этом нет нужды и можно использовать естественную инфекцию, помещая сорта в оптимальные условия для заражения, то для многих заболеваний экспериментатор должен владеть методикой искусственного заражения, с учетом условий среды, необходимых для оптимальной инфекции. Многие исследования, проводившиеся до недавнего времени, вследствие недостаточно разработанной методики заражения малоубедительны.

Провокационный метод искусственного заражения для целей селекции может быть в некоторых случаях очень полезным, особенно для ориентировки в различии сортов в отношении устойчивости, но им надо пользоваться с осторожностью, если мы имеем дело с нерезко выраженными сортовыми различиями. Весьма поучительный пример дают работы д-ра Харланда (Harland) с хлопчатником. Был взят ряд сортов египетского хлопчатника. При искусственном заражении все они поражались бактериозом (*Bacillus malvacearum*); без искусственного заражения в природе наблюдаются некоторые сортовые отличия, именно — у разных сортов бактериоз развивается с различной скоростью; у некоторых сортов он проявляется очень рано, у других в самом конце развития. Опыт показал, что при подборе сортов с наиболее поздним появлением бактериоза и путем скрещивания их можно создать формы, которые будут иметь еще более резко выраженную степень устойчивости, и, таким образом, прак-

тически Харланду удалось вывести стойкие сорта Sea Island. Если бы ограничиться сильным искусственным заражением, то оно стушевало бы сортовые отличия. Таким образом, в отдельных случаях приходится подходить весьма осторожно к подбору иммунных форм, учитывая возможность аккумулятивной селекции на иммунитет. Для производства опытов с заражением по возможности следует брать ориентировочно наиболее вирулентные расы паразитов.

Наибольшее внимание необходимо направить на групповой иммунитет. Мы знаем в настоящее время большое число фактов, показывающих, что нередко виды устойчивы одновременно к нескольким заболеваниям, т. е. проявляют групповой иммунитет. В конечном итоге селекционер заинтересован в выведении сортов, устойчивых одновременно к ряду заболеваний. В монографии по иммунитету (Вавилов, 1919) мы привели большое число фактов для хлебных злаков и роз, показывающих наличие группового иммунитета одновременно к нескольким заболеваниям. Так, многие виды пшеницы одновременно устойчивы к желтой, бурой и даже стеблевой ржавчине, а также и к мучнистой росе и твердой головне — *Tillitia tritici* (Gaudineau, 1932). Ряд видов овса устойчив одновременно к листовой ржавчине и к головне. Голозерные ячмени одновременно устойчивы к *Helminthosporium gramineum* (Isenbeck, 1930) и *Ustilago nuda* f. sp. *hordei* (Hahmmacher, 1932). Многие сорта и виды роз одновременно устойчивы к ржавчине и к мучнистой росе. Американские виноградные лозы устойчивы и к филлоксере, и к милдью. Мэйнз и Мартини нашли ряд сортов ячменя (Bolivia, C. I. 1257, Sulu, C. I. 1022, C. I. 1021 и Weider), устойчивых одновременно к различным формам листовой ржавчины (*Puccinia anomala*) и мучнистой росы (*Erysiphe graminis hordei*). Как показали работы секции овсов Бюро растительной индустрии в Вашингтоне (Стэнтон и др.), путем скрещивания *Avena byzantina* с *A. sativa* можно получить сорта овса, одновременно иммунные к стеблевой и корончатой ржавчине, а также и к двум видам головни (*Ustilago avenae* и *U. levis*).

Новейшие работы обнаружили, что многие сорта хлебных злаков одновременно устойчивы к десяткам физиологических рас ржавчины; установлены даже сорта, практически одновременно устойчивые ко всему разнообразию физиологических рас. Шрейбер в Германии нашел фасоль, одновременно устойчивую к 34 различным расам *Colletotrichum.* Сорт озимой пшеницы Канред устойчив к 62 расам *Puccinia graminis tritici.* Шатенберг (Schatenberg, 1934) установил экспериментально, что сорт овса Черный Месдаг (Black Mesdag) устойчив к самым разнообразным географическим популяциям головни (из 39 мест). Такого рода комплексный иммунитет, выраженный в отношении многих физиологических рас, к нескольким различным заболеваниям является конечной целью селекции.

В методике заражения очень существенны указания практики последних лет. Как правило, искусственное заражение ржавчиной для удобства ведется в вегетационном домике на всходах. Новейшие исследования, однако, показали резкое различие реакции в первый момент в вегетационном домике на всходах с реакцией растений на поле в период максимальной инфекции, которая обычно у ржавчины приурочена ко времени колошения. Возраст и среда имеют большое значение, и поскольку в основном растение возделывается в полевых условиях, приходится этому вопросу уделить больше внимания.

Хейс и Гульден — два наиболее компетентных селекционера Америки, много работавшие по созданию устойчивых сортов пшеницы к ржавчине, подчеркивают расхождение данных по инфекции в поле и в вегетационном домике. В общем совпадение между полевыми и оранжерейными данными по инфекции необязательно. По мнению Гульдена, эти различия обусловливаются, по всей вероятности: 1) дополнительными физиологическими расами, которые развиваются в поле, и 2) тем, что иммунитет во взрослой стадии к ржавчине, с которым приходится иметь дело в поле, не может быть определен по поведению растений в стадии всходов. Заметим только, что в отношении некоторых наиболее крайних форм иммунитета, например практически абсолютного иммунитета к мучнистой росе, у персидской пшеницы мы не наблюдали различий между полевыми и оранжерейными данными.

Гульден, Ньютон и Браун установили три группы сортов пшеницы по их поведению в поле (во взрослом состоянии) и в вегетационном доме (всходы) в отношении *Puccinia graminis tritici*. Первая группа наиболее устойчивых сортов в поле, куда входят Khapli (индийский эммер), Vernal (русский эммер), Jumillo (твердая пшеница), Гарнет, Маркиз и Quality, вела себя одинаково в зрелом возрасте и в стадии всходов. Вторая группа из сортов Hope, H-44-24, Pentad, Acme (обе твердые пшеницы) и *T. persicum* выявила значительные различия во всходах и во взрослом состоянии. Третья группа из сортов Reward, Kota и Marquillo выявила неполное совпадение.

Эти факты приходится иметь в виду при сопоставлении поведения сортов пшеницы в поле, где желтая, бурая и стеблевая ржавчина развивается на взрослых растениях после колошения, и в оранжерее, где искусственное заражение проводится, как правило, на всходах, вообще более легко заражаемых, чем взрослые растения.*

---

* Страйб в недавно вышедшей работе «Ueber Gelbrostanfälligkeit und Resistenz in den verschiedenen *Triticum*-Reihnen» (Straib, 1733) приводит данные по заражению 14 физиологическими расами желтой ржавчины — *Puccinia glumarum tritici* 290 сортов пшеницы. Опыты заражения проводились им на всходах в оранжерее. Общий вывод автора, что среди всех видов пшениц имеются как устойчивые, так и поражаемые сорта в отношении тех или других 14 физиологических рас.

Путем инцухта у перекрестноопыляющихся растений возможно получение более стойких форм, чем исходный сорт в отношении узко специализованных паразитов. Так, у кукурузы Гербер и Квизенберри получили таким образом более устойчивые линии кукурузы в отношении головни *Ustilago zeae*. Харланд таким же путем вывел более устойчивые, чем исходный, сорта хлопчатника — Sea Island к *Bacillus malvacearum*.

При инцухте сахарной свеклы выделяются формы, более устойчивые к церкоспоре и мозаике, чем исходные сорта, как показали Стюарт (Stewart) в Соединенных Штатах и Гринько на Украине.

В отношении узко специализованных паразитов иммунитет обычно является сортовым свойством. Отдельные сорта в пределах вида характеризуются той или иной степенью устойчивости. Это в особенности наглядно видно у злаков в отношении к желтой ржавчине и различным видам головни.

Распределение иммунитета показывает наглядно, что часто крайняя выраженность иммунитета или восприимчивости связана с видовыми различиями. В создании наиболее стойких форм особенную ценность

В наших полевых исследованиях (1911—1918 гг.) ряд видов, как однозернянки, твердые пшеницы (*T. durum* subsp. *expansum* Vav.), проявили иммунитет во всех сортах. С бурой ржавчиной и мучнистой росой в полевых условиях это проходит еще резче, откуда мы установили связь филогении видов с их реакцией на специализованных паразитов. Это положение проверено нами впоследствии на многих растениях, в отношении разных заболеваний, и мы пользуемся им, как и многие другие авторы, для практических целей селекции.

Наличие физиологических рас усложняет вопрос, а не нарушает филогенетическую дифференциацию растений, как это полагает Страйб, паразиты становятся в их расах еще более узко специализованными, являются еще более тонкими реактивами. И в нашей работе с желтой ржавчиной пшеницы (1911—1918 гг.), когда еще вопрос о расах ее не был разработан, в полевых условиях она проявляла себя сравнительно более узко специализованной.

Половина сортов (т. е. тысячи сортов) мягкой пшеницы устойчивы к ней в полевых условиях, и для целей филогении желтая ржавчина пшеницы и раньше нам представлялась реактивом слишком чувствительным. Поэтому для целей филогенетической дифференциации видов пшеницы мы пользовались одновременно несколькими паразитическими грибами, главным образом бурой ржавчиной и мучнистой росой, используя желтую ржавчину лишь совместно с другими паразитами.

Для селекционера имеет значение поведение сортов в обычных полевых условиях в период, когда в поле развиваются паразитические грибы. Различия в оранжерее при инфекции отдельными расами гриба всходов должны быть используемы, но с большой осторожностью для целей селекции. Условия среды в ее контрастах (поле и оранжерея) могут вызвать разное поведение одних и тех же сортов.

Мы приводим эти с первого взгляда противоречивые факты и мнения, чтобы показать, как усложнились представления о паразитизме и иммунитете в результате исследований последних 15 лет. Просмотр новейшей литературы по расчленению паразитов на физиологические расы и сопоставление характеристик видов и сортов хлебных злаков в отношении рас паразитических грибов еще более выпукло подчеркивают значение филогенетической дифференциации для выявления того или иного типа реакции (см. работы Рида, Калничеану, Кирхнера и др.).

поэтому приобретают отдаленные скрещивания. В самом деле, среди пшениц наибольший иммунитет ко всему комплексу заболеваний проявляют однозернянки или *T. timopheevii*, обособленные от видов мягкой и твердой пшеницы. Среди овсов исключительным иммунитетом к головне и ржавчине выделяются средиземноморский вид *Avena byzantina*, а также песчаные овсы — *A. brevis* и *A. strigosa*. Иммунитетом к филлоксере и милдью обладают главным образом американские виноградные лозы, составляющие особую группу видов. Ряд диких видов хлопчатника, в том числе *Gossypium tomentosum*, устойчив к вилту и бактериозу.

Таким образом, при первом подходе отдаленная гибридизация особенно привлекательна для создания иммунных форм. В отношении растений, размножающихся вегетативно (винограда, плодовых деревьев, ягодных культур, картофеля, земляной груши), путь отдаленной гибридизации, позволяющий наиболее радикально решить задачи группового иммунитета, несомненно заслуживает исключительного внимания. Ввиду наличия множества резко отличных видов среди большинства вегетативно размножаемых растений (*Prunus*, *Pyrus*, *Malus*, *Amygdalus*, *Vitis*, *Solanum*, *Fragaria*, *Rubus*, *Ribes*) и, что особенно существенно, огромного различия видов по их отношению к различным паразитам, путь отдаленной гибридизации при возможности использовать для закрепления вегетативное размножение является наиболее обещающим.

Для видов табака, сравнительно легко скрещивающихся, междувидовая гибридизация открывает интересные перспективы в области иммунитета, тем более что снижение продукции семян в результате скрещивания у этого растения, возделываемого ради листьев и при ничтожной потребности семян на площадь, не имеет значения.

Сложнее дело обстоит с применением отдаленной гибридизации к растениям, размножаемым ради семян. Если в отношении растений, размножаемых вегетативно, мы можем совершенно не считаться с семенной продукцией, то в отношении таких растений, как хлебные злаки, где все внимание направлено на урожайность семян, приходится в первую очередь максимально использовать наиболее близкие сочетания, дающие совершенно продуктивные формы. Так, например, у пшениц большой интерес представляет использование всего разнообразия видов и географических групп, принадлежащих к 28-хромосомной группе.* Для хлопчатника большой интерес представляет использование для иммунитета вида *Gossypium purpurascens*. В случае скрещивания разнохромосомных видов у пшеницы в целях получения форм, сочетающих иммунитет с другими ценными качествами, необходимо вести гибридизационную работу в большом масштабе, с большими числами растений в F_2 и F_3.

---

* Подробнее см. в книге Н. И. Вавилова «Научные основы селекции пшеницы» (1935).

Д-ром Д. Костовым выдвинут новый метод получения плодовитых форм, пригодный для растений, проявляющих кратные отношения в числах хромосом (полиплоидные ряды), именно гибридизацию нескольких видов, т. е. скрещивание 3 или 4 видов или получение полигеномных гибридов. Этот метод уже дает интереснейшие результаты на табаке. В применении к пшенице он еще требует значительной разработки, выяснения наиболее целесообразных компонентов. В этой области нужна серьезная исследовательская работа. Теоретически исключительный интерес для получения иммунных форм представляет восстановление плодовитости отдаленных гибридов путем удвоения числа хромосом методом Иоргенсена или иным путем, фактически осуществленным у ряда гибридов капусты и редьки, пшеницы и ржи, пшеницы и видов *Aegilops*, видов табака (Г. Д. Карпеченко, Е. Чермак, Д. Костов, Эгиз, Терновский и др.).

Наиболее трудным обстоятельством при селекции на иммунитет является необходимость сочетания в одном и том же сорте группового иммунитета ко многим заболеваниям и других ценнейших свойств, как урожайности, качества продукции и т. д.

СОРТОВАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ПОВРЕЖДЕНИЮ НАСЕКОМЫМИ

Наличие сортовых и видовых различий растений по устойчивости к насекомым давно уже практически используется в плодоводстве и виноградарстве. В общем, как известно, насекомые менее специализированы по растениям-хозяевам, чем паразитические грибы или вирусы; они менее разборчивы в видах и даже родах растений. Тем не менее все же значительное число вредных насекомых, в особенности среди тлей, червецов, мух и клопов, приурочено к определенным родам и даже видам растений, т. е. являются монофагами, и различают сорта в пределах отдельных видов растений-хозяев. Монофагов сравнительно много также среди отдельных групп жуков, например к таковым относятся ряд видов зерновиков — Bruchidae, ряд видов Halticinae. Большинство зерновок приурочено к одному роду (Смирнов, 1912).

От монофагов, узко специализованных, энтомология отличает полифагов, охватывающих широкий круг хозяев из самых разнообразных семейств в качестве питающих растений, и олигофагов, приуроченных к более узкому циклу хозяев. Последняя группа насекомых является пластичной в смысле приспособления к видам растений; выбор питающих растений в данном случае зависит от условий среды, наличия той или другой дикой и культурной растительности. Так, в южной Германии кукурузный мотылек 35 лет тому назад истреблял коноплю и хмель;

пыне же, перейдя на кукурузу, он здесь мало повреждает эти растения, даже в том случае, если они растут рядом с полем кукурузы. Такого рода ограничение в выборе хозяев и называется обычно олигофагией (Wardle). Больше того, насекомое может использовать широкий круг хозяев в одной части года и ограничиться немногими родственными видами в другой части года, т. е. проявить сезонную олигофагию. Так ведут себя многие виды тлей (род Aphis).

Новейшие исследования обнаружили у монофагов дальнейшую дифференциацию на биологические расы в пределах одного и того же вида насекомого, внешне почти неотличимых, но приуроченных к определенным видам растений-хозяев и даже к отдельным группам сортов. Так, исследования Пейнтера в Канзасе установили наличие двух биологических рас гессенской мухи, одна из которых преимущественно свойственна мучнистым краснозерным мягким озимым пшеницам, другая главным образом поражает озимые стекловидные пшеницы, возделываемые преимущественно в центральном Канзасе. Различают расы филлоксеры (vastatrix и vitifolii). Североамериканская плодовая муха Rhagoletis pomonella, возможно, состоит из биологических рас, приуроченных к боярышнику и яблоне (Wardle). Н. А. Холодковским установлены биологические виды среди хермесов.

В отношении повреждений растений насекомыми практически еще в большей мере, чем при поражении паразитическими грибами, играют роль внешние условия, как не зависящие от человека (погода, почва), так и условия, создаваемые деятельностью человека (сроки посева, ирригация и др.). Решающую роль в поражении насекомыми часто играет совпадение критических фаз развития растений с периодом наиболее активной деятельности вредного насекомого.*

Такого рода явления, определяющие уход растения от паразита и независящие от наследственных свойств растения или паразита, надо отличать от иммунитета, который проявляется при благоприятных условиях инфекции.**

---

* Авторы книги «Насекомые, вредящие полевым культурам» В. П. Щеголев, А. А. Знаменский и Г. Я. Бей-Биенко (1934) называют такого рода зависимость устойчивости от внешних условий «внешне обусловленным иммунитетом». Н. Н. Троицкий предложил его назвать «элюдитетом».

** Что касается впрыскивания ядов в растения в борьбе с насекомыми, применяемого у нас Мокржецким и Шевыревым, так называемой внутренней терапии (см. цитированную выше сводку: Müller, 1926), то можно сказать вкратце, что совершенно точно установлено, что ветви деревьев, срезанные и помещенные в растворе хлористого бария, сернокислого алюминия, пиридина и сернокислой меди, впитав эти соли, не поражаются сосущими насекомыми. Мюллер (Müller, 1926) инъецировал 5%-й раствор пиридина в яблоню через отверстия в стволе и, как он сообщает, очищал дерево от кровяной тли. В опыте Джепсона (Jepson, 1926) с инъецированием цианистого кальция и сероуглерода в ствол чайного куста

Главное внимание за последние десятилетия в области сортового иммунитета к насекомым уделялось и уделяется виноградной лозе. Массовое поражение виноградников во Франции, Германии, имевшее место в начале второй половины XIX в. в связи с проникновением из Америки филлоксеры, было приостановлено привлечением в качестве подвоев для европейской лозы американских устойчивых видов, как *Vitis riparia*, *V. rupestris*, *V. rubra*, *V. berlandieri* и др. Основные работы по устойчивости американских лоз и первые работы по гибридизации их с европейской лозой связаны с именами Миллярде, Рава и Виала.

Обширная мировая библиография по филлоксере и борьбе с ней, а также критическая сводка современных знаний о борьбе с филлоксерой даны в обстоятельном труде Штельваага (Stellwaag, 1928).*

Европейское виноградарство базируется в настоящее время на использовании американских лоз, отличающихся корневой системой, стойкой к филлоксере, а также их гибридов с европейскими сортами (*Vitis vinifera*).

Важнейшую практическую задачу нашего времени составляет создание путем скрещивания европейских и американских лоз так называемых прямых производителей, которые бы сочетали в себе устойчивость к филлоксере с устойчивостью к милдью и в то же время не уступали бы по урожайности и качеству плодов лучшим сортам европейской лозы. Как показала практика последних десятилетий, получение такого рода сочетаний дело нелегкое, несмотря на то что европейские лозы при скрещивании с американскими лозами дают плодовитые гибриды (Husfeld, 1932). Получаемые междувидовые гибриды обыкновенно значительно уступают по качеству лучшим столовым и винным сортам винограда. Качество винного и столового винограда определяется несомненно многими генами. Необходим огромный масштаб работы; по мнению Баура, для одной Германии требуется пропуск ежегодно через отбор не менее 10 миллионов растений второго поколения в год, чтобы в несколько лет, применяя жесткую браковку, при помощи искусственного заражения милдью и филлоксерой выделить необходимые формы. Поэтому в настоящее время как германская, так и швейцарская практика (F. Kobel, Baur, Husfeld) предлагают постепенное решение этой важнейшей практической задачи, именно — в первую очередь выведение высококачественных сортов, устойчивых к милдью, а затем уже на их базе переход к созданию сортов, одновременно устойчивых к филлоксере. Как показала селекционная практика Франции, Германии и Швейцарии, создание иммунных

против Calotermes militaris положительного действия не наблюдалось. В целом же этот способ мало применим на практике, в особенности в полеводстве. Благодаря же избирательной способности корней при внесении этих солей непосредственно в почву они не входят в ткани растений.

* См. также: Троицкий (1929).

сортов к милдью представляет нелегкую задачу. По опытам Мюнхебергского института Баура, на 5000 сеянцев во втором поколении такого рода междувидовых гибридов только одно растение соединяет иммунитет к милдью со сравнительно удовлетворительными качествами винограда. Такого рода гибриды после селекции используются путем прививки на филоксероустойчивых американских лозах.

Устойчивые к милдью сорта поступают в дальнейшую селекцию на филлоксероустойчивость для создания уже действительно «прямых производителей», для окончательного создания форм, сочетающих устойчивость к филлоксере с иммунитетом к милдью и с качествами столового и винного винограда. В каком масштабе идет работа в настоящее время, можно судить хотя бы по тому, что один Мюнхебергский селекционный институт в Германии, работающий притом со многими культурными растениями, ежегодно пропускает от 5 до 7 миллионов сеянцев второго поколения. При этом он работает пока преимущественно в направлении устойчивости к милдью. К таким же масштабам подошла в настоящее время Одесская станция по виноградарству.

Селекционная работа в прошлом дала интересные результаты по «прямым производителям», ныне широко используемые в районах, наиболее пораженных грибными заболеваниями, как северные районы Франции, Украина в СССР, где главным образом возделываются «прямые производители». Но все же до последнего времени «прямые производители» мало удовлетворяли по качеству плодов. Среди французских специалистов (например, Ravaz и др.), как мы могли убедиться при личных беседах в 1927 г., господствует скептическое отношение к «прямым производителям», несмотря на большие затраты на прививку и на борьбу с опрыскиванием европейских виноградных лоз против милдью заболеваний. По мнению Баура и Кобеля, неудачи селекции в прошлом обусловливались главным образом ничтожным масштабом, использованием преимущественно мало удовлетворительного первого поколения или возвратных скрещиваний первого поколения с европейскими лозами. Второе поколение если и использовалось, то в совершенно недостаточном масштабе.

Природа иммунитета американских лоз, несмотря на сравнительную изученность вопроса, далеко не ясна. Анатомически по строению корней американские лозы отличаются резко от европейской лозы: у них наступает скорее одревеснение, кора тоньше, строение более плотное, число сердцевинных лучей больше, сами лучи у́же, поэтому галлы не проникают глубоко внутрь; пробковый слой, изолирующий поврежденное место, образуется быстрее, чем у европейских лоз. Миллярде установил, что поранения у американских лоз зарубцовываются быстрее.

Ряд авторов, начиная с Бутена (Boutin, 1876) и кончая Аверна Сакка (Averna Sacca, 1910) и Комесом (Comes, 1916), связывают иммунитет с большей кислотностью видов американской лозы по сравнению с евро-

пейской лозой. Чем более устойчив сорт европейской лозы, тем больше кислот он содержит в клеточном соке. Как показал Петри, дело, однако, сложнее. Виды *Vitis berlandieri*, *V. rotundifolia*, *V. cordifolia* и *V. coriacea* в этом отношении выявили резкое отклонение. Цвейгельт показал далее, что и танниды не играют особой защитной роли, как предполатали другие авторы.

Итальянский исследователь Петри, наиболее глубоко изучивший вопрос о природе иммунитета виноградной лозы, отрицает решающую роль в иммунитете анатомических и химических особенностей американских видов. Он видит причину иммунитета в сложном действии ряда физиологических и гистологических факторов, специфических для видов и сортов во взаимодействии с условиями среды. Этот взгляд ныне разделяется большинством наиболее компетентных исследователей (Börner, Stellwaag, Thiem, Dyckerhoff, Schmitthenner и др.).

Во всяком случае, из работ последних лет (Rasmusson, Kobel, Baur, Husfeld) выяснилось, что иммунитет к филлоксере так же, как и к милдью, подчиняется законам Менделя при расщеплении и может быть сочетаем с разнообразными сортовыми морфологическими и физиологическими особенностями. По опытам Расмусона (Rasmusson, 1914), иммунитет к филлоксере доминирует над восприимчивостью (галлообразованием).

Мамфорд различает два вида устойчивости растений к насекомым, выделяя эпифилаксию, обусловливаемую наличием внешней защиты (кутикулы, волосков и т. д.), и эндофилаксию, связанную с биохимическими особенностями сортов, наличием органических кислот в клеточном соку, присутствием эфирных масел, алкалоидов, отталкивающих насекомых. Пример эпифилаксии: сортовые различия у цитрусовых. Так, во Флориде все тонкокорые сорта цитрусовых, как мандарины (*Citrus unshiu*), танжерины (*Citrus nobilis* var. *deliciosa*), сильно поражаются растительным клопом Nezara viridula. Меньше поражаются апельсины (*Citrus sinensis*) и наболее устойчивы толстокорые пампельмусы (grapefruit — *Citrus grandis*).

Толстокожие сорта яблок меньше поражаются Rhagoletis pomonella. Вообще сортовая устойчивость к насекомым часто связана именно со структурными особенностями.

Значение органических кислот как защитного средства против насекомых особенно выдвинуто итальянским исследователем Комесом в его книге «La profilassi nella patologia vegetale» (Comes, 1916). Мамфорд нашел, что устойчивость некоторых древесных пород к повреждениям термитом Coptotermes formosanus обусловлена химическими особенностями древесины.

Многие свойства, связываемые с устойчивостью, характерны, по существу, для диких родичей культурных растений, как большое содер-

жание органических кислот, горечь в плодах, толстокорость плодов, и поэтому должны устраняться в селекции, что, конечно, затрудняет создание устойчивых и в то же время высококачественных сортов. В этом основная трудность селекции на иммунитет у ряда растений.

Большие исследования в последнее десятилетие проводятся по устойчивости сортов яблони к кровяной тле (Eriosoma lanigerum). Вид кровяной тли, как полагают энтомологи, занесен в Европу из Америки, где он в прошлом был известен в своем цикле развития с американским вязом — *Ulmus americana*. На вязе кровяная тля в Америке проводит осень, зиму и весну (бескрылые поколения). Летом же крылатые особи перелетают на промежуточных хозяев, каковыми являются американские эндемичные виды дикой яблони, а также европейские культурные сорта яблонь и другие роды *Pomoideae*. На промежуточных хозяевах в течение лета развивается ряд поколений бескрылых партеногенетических самок; осенью среди последних появляются крылатые полоноски, перелетающие снова на вяз. В Европе кровяная тля приурочена исключительно к промежуточным хозяевам, т. е. к яблоне.

Кровяная тля поражает различные виды яблонь, как обычные, широко распространенные в культуре и используемые для привоев, так и редкие, дикие, эндемичные виды Америки, как *Malus coronaria*, *M. joensis*, *M. rivularis*, *M. angustifolia*. Она поражает также сибирку *M. baccata* и *M. paradisiaca*. Также ею поражаются европейская дикая яблоня *M. silvestris* и яблони Восточной Азии, как *M. spectabilis* и *M. floribunda*. Невосприимчивой является только китайка — *M. prunifolia*.

Из культурных сортов ряд форм несомненно отличается значительной устойчивостью, и среди них на первом месте стоит Northern Spy, выведенный в Америке, а также его гибриды. Свою известность этот сорт приобрел прежде всего в Австралии. При этом замечательно то, что этот сорт характеризуется устойчивостью к кровяной тле не только в Австралии, но также в Англии, Аргентине, Германии и Франции.

Для отдельных стран приводится список более или менее устойчивых сортов. Так, большие исследования по кровяной тле проведены в Новой Зеландии, где выведен ряд устойчивых сортов. Для СССР устойчивыми сортами считаются железное яблоко (демир-алма), ряд старых черкесских сортов на Кавказе, Кандиль-синап, Французский ранет, Канадский ранет, Ананасный ранет, Кандиль длинностебельный, Португальский ранет, Данцигское ребристое, Белый розмарин и др. Сильно страдают в СССР следующие сорта: Белый кальвиль, Ранет английский, Пармен зимний золотой, Бумажный ранет, Наполеон, Золотое семечко, Парадизка и др. (см. Порчинский, Мокржецкий, Мордвилко, Невский и др.). Степень восприимчивости яблонь к кровяной тле определяется обыкновенно размером опухоли: у иммунных сортов опухоли не образуется.

Существовавшее мнение, что наиболее стойкими формами яблок являются кислые сорта, не подтвердилось при проверке большого ассортимента. Природа иммунитета к тле, по мнению ряда авторов, обусловливается наличием некоторых специфических веществ, задерживающих развитие насекомых (см. Roach, Massee, Monzen); другие авторы (Staniland) связывают иммунитет к кровяной тле с количеством склеренхимы в коре побегов яблонь. В общем природа иммунитета к кровяной тле выяснена недостаточно. Нередко наблюдаются различия в повреждении кровяной тлей корней и стволов у одних и тех же сортов. Известны случаи неустойчивости корневой системы при сравнительной стойкости ствола, и обратно. Это обстоятельство затрудняет выбор устойчивых сортов. В целях борьбы с кровяной тлей восприимчивые сорта яблонь прививаются на устойчивый подвой. Ввиду того что сильно устойчивые сорта, как Northern Spy и Winter Majetin, уступают в качестве подвоев Дусену и Парадизке, в особенности по способности к вегетативному размножению, английские селекционеры приступили к гибридизации Northern Spy с Дусеном и другими сортами и получили новые интересные гибриды. Иммунитет к кровяной тле в данном случае, по-видимому, доминирует (см. работы Опытной станции в Ист Маллинге в Англии).

Ряд авторов (Симиренко, Гребницкий, Пашкевич, Рябой, Мокржецкий, Севастьянов, Рихтер, Щеголев, Парфентьев и др.) указывают на различия сортов яблонь, груш по поражению их плодожоркой. Наиболее поражаемыми указываются Бельфлер, Белый кальвиль, Боровинка крапчатая, Пармен зимний золотой, Ананасный ранет, Ранет английский, Цыганка и др. Наиболее стойкими указываются Мамонтовское, Пармен красный, Бойкен, Пепин лондонский, Ранет Симиренко, Шампанский ранет, Скрыжапель и др.

Н. А. Гроссгейм, наиболее подробно, в особенности в методологическом отношении, изучавший различия в поражаемости сортов плодожоркой, указывает на многообразие причин, вызывающих различия в поражаемости, именно на различия в химическом составе плодов, на анатомо-морфологические особенности, как строение кожицы, строение мякоти, строение подчашечной трубки, строение чашечки, строение семенных камер, количество семян и партенокарпию, опушенность плодов. Им также указывается на значение расположения плодов, степень прикрытия плодов листьями, наличие плодов на концах однолетних ветвей и на способность продуцировать пробковую ткань. Сортовые различия, во всяком случае, определяются, по данным Гроссгейма, целым рядом факторов. Гроссгейм констатирует также различия по степени поражаемости яблонь казаркой и яблоневым цветоедом.

Работы Н. А. Гроссгейма особенно ценны тем, что указывают на необходимость большого внимания к вопросам методологии учета поражаемости плодовых деревьев, необходимости проверки устойчивости на

большом количестве деревьев, на учет общего запаса плодов, на необходимость выравнивания серий деревьев по продуктивности и на необходимость сравнения степени поврежденности отдельных сортов по годам. Основные требования методики: а) выровненный массив, б) выровненная продуктивность включаемых в серию деревьев, в) большая урожайность, г) достаточное количество деревьев, позволяющих получить нужное количество цифр, и д) достаточная насыщенность вредителем.

Путем междувидовой гибридизации груш *Pyrus communis* и *P. sinensis* выведены устойчивые формы к щитовке — San José scale (цит. по Уордлу).

Среди цитрусовых исключительной устойчивостью к червецу Aspidiotus perniciosus отличается *Citrus trifoliata*, используемый в качестве привоя для мандаринов и апельсинов.

В отношении устойчивости сортов полевых культур к насекомым пока сделано очень мало, в особенности по сравнению с иммунитетом к грибным и вирусным заболеваниям. В то же время этот раздел работы селекционера совместно с энтомологом заслуживает большого внимания.

Из имеющихся сводок литературы по устойчивости к повреждениям насекомыми укажем работу Мак-Коллоча (Mccolloch, 1924), и этому же вопросу посвящена краткая глава в известной книге Уордла «Проблемы прикладной энтомологии», где имеется глава об устойчивости растений-хозяев к повреждению насекомыми (Wardle, 1929). Отдельные указания об устойчивости различных сортов и видов нередко встречаются в агрономической и энтомологической литературе (см.: Review of applied entomology).

Из обстоятельных старых исследований по хлопчатнику укажем работу известного американского хлопковеда Кука (Cook, 1906) по устойчивости сортов хлопчатника к коробчатому жуку-долгоносику (weevil). В Гватемале, где в большом количестве распространен коробчатый червь, Кук нашел в индийских деревнях особый хлопчатник — Kekchi, устойчивый к этому насекомому или, во всяком случае, слабо поражаемый. Это карликовый, быстро растущий однолетний хлопчатник, напоминающий по внешнему виду известный скороспелый сорт упланда Кинг. При этом Kekchi отличается удовлетворительным качеством волокна и сравнительно хорошей продуктивностью.

В отношении хлопчатника особенно ценные работы сделаны С. Е. Харландом в Тринидаде. Им выделены формы, устойчивые к хлопковому клещу — Eriophyes gossypii, вызывающему образование галлов, в которых живут клещи. Упланды (*Gossypium hirsutum*), египетский хлопчатник (*G. barbadense*) так же, как и обычный Sea Island, поражаются очень сильно. Устойчивые сорта, выделенные главным образом среди вест-индских и бразильских местных форм, принадлежат к виду *G. purpurascens* — бурбонскому хлопчатнику с характерной гладкой коробочкой и

многолетним моноподиальным кустом. При скрещивании устойчивых и поражаемых форм наблюдается явное расщепление. F_1 было промежуточным. Выделенные в F_2 иммунные формы остались константными в дальнейших поколениях. Наиболее восприимчивые формы остались константными в следующих поколениях, промежуточные расщеплялись и давали частью совершенно иммунные формы.

Сорта хлопчатника с опушенной листвой, например ряд упландов, по сообщению Уоррэлла (Worrall, 1923), в Южной Африке более устойчивы к поражению цикадкой (Empoasca focialis), чем сорта с неопушенными листьями (Египетский и Си-Айланд).

Выведенный Парнеллем сорт U4 исключительно устойчив к цикадке и принят как стандарт в Южной Африке (Родезии). Харланд нашел в Тринидаде, что все гладколистные сорта новосветского хлопчатника сильно поражались цикадками, в то время как старосветские азиатские хлопчатники были или совершенно не поражены, или заражались слабо. Сорт U4 вел себя так же, как в Африке. Перувианский многолетний хлопчатник Tanguis с опушенными листьями, близкий систематически к Египетскому и Си-Айланду, также устойчив к цикадкам. Гибриды Tanguis с гладколистным упландом с промежуточной опушенностью были частично устойчивы (Harland).* Наоборот, в отношении к хлопковому трипсу опушенные упланды более восприимчивы, чем гладколистный Египетский хлопчатник (Wardle a. Simpson, 1927). Барт и Низамуддин Хайдер нашли, что восприимчивость к тлям Aphis связана у хлопчатника с гладкой листвой.

Си-Айланды и упланды на Вест-Индских островах часто поражаются черной щитовкой (Saissetia nigra). Харланд нашел, что Бурбонский хлопчатник (*G. purpurascens*) — Serido из Бразилии был совершенно иммунен к этой щитовке; гибриды его с Си-Айландом также проявили полный иммунитет. Это было особенно наглядно показано путем прививки восприимчивого Си-Айланда на иммунный подвой. Все части иммунного сорта (ветки и листья) остались непораженными; все части восприимчивого сорта подверглись сильному поражению. Обратный опыт прививки иммунного сорта на поражаемый повторил то же самое.

Сравнительно большие исследования проведены с хлебными злаками. Паркер, Сальмон и другие исследователи в Канзасе обнаружили резкие отличия сортов сорго в отношении к кукурузному клопику (chinch bug). Все сорта группы Milo оказались поражаемыми кукурузным клопиком в условиях штата Канзаса. В тех же условиях сорта кафрского сорго, например Атлас, оранжевый канзасский, чернопленчатый — Blackhull,

---

* По исследованиям Эйнсворта (Ainsworth, 1931), в отношении близкого вида Empoasca fabae, развивающегося на кормовых бобовых травах, связи повреждаемости с опушенностью не установлено.

проявили значительную устойчивость. Гибриды первого поколения между сортами Milo и кафрским сорго оказались устойчивыми; в расщеплении во втором поколении появились еще более стойкие формы, чем исходные родители. Устойчивость в данном случае, как предполагает Паркер, по-видимому, обусловлена анатомическими особенностями.

Марстон в штате Мичиган (США) нашел сорт кукурузы Amargo (полученный из Южной Америки), который, по его наблюдениям, устойчив к кукурузному мотыльку (corn borer). Скрестив его с местными мичиганскими сортами кукурузы, он вывел ряд новых устойчивых сортов. Признак устойчивости вел себя как рецессивный.

Полифагия кукурузного мотылька, поражающего сотни видов (в том числе свеклу, хмель, коноплю, просо), заставляет несколько осторожно относиться к «устойчивым» сортам кукурузы. Возможно, что вредоносность кукурузного мотылька для сорта Amargo меньше в силу особенности его роста, отрастания, облиственности. Наблюдения над многочисленными сортами кукурузы в СССР не выявили заметных сортовых различий в отношении к кукурузному мотыльку.

Коллинз и Кемтон (Collins a. Kemton, 1917) обнаружили сортовые различия у кукурузы к початковому червю (corn earworm) и вывели устойчивую сахарную кукурузу. Джернет (Gernet, 1927) показал, что гибриды кукурузы и теосинте устойчивы к кукурузной тле.

Сорта пшеницы отличаются по поражению личинкой жука Lema melanopa — пьявицей — в зависимости от характера листвы. Опушенные пшеницы поражаются менее гладколистных форм (В. А. Мегалов).

По данным В. Щеголева, пшеницы, имеющие выполненную соломину (например, некоторые твердые пшеницы), менее поражаются хлебным (Cephus pygmaeus) и черным (Trachelus tabidus) пилильщиками, чем обыкновенные пшеницы, имеющие совершенно или частично полую соломину. Среди выполненных пшениц в мировом ассортименте такой стойкостью особенно отличаются сорта из Алжира, которые за 4 года испытания совершенно не повреждались. Раннеспелые сорта хлебных злаков хотя и заражаются пилильщиками, обычно менее теряют в урожае.

Многие исследователи отмечают устойчивость отдельных сортов пшеницы к гессенской мухе (Packard, 1883; Woodworth, 1886—1889; Roberts, Slingerland, Stone, 1901; Gossad a. Housen, 1906; Знаменский А. В., 1926, и др.).

Сравнительно большие исследования по устойчивости пшеницы к гессенской мухе (Phytophaga destructor) проведены в последнее время Мак-Коллочом, Паркером и Сальмоном в Канзасе. Исследовав около 400 сортов пшеницы, они нашли ряд стойких озимых форм, как Michigan Wonder, Red Rock, Fulhard, Honor, Illini Chief Sel., Dawson Golden Chaff, Kawvale, Purkof. Наоборот, сильно поражаемыми оказались обычные, распространенные в Канзасе сорта Канред, Минтурки, Харьковская, Турец-

кая, Небраска 6, Бэрбенк, Тенмарк и Иобред (Iobred). Из последних часть заимствована из нашей страны и представляет собой типичные украинские и крымские озимые сорта пшеницы. Сорта Blackhull и Red Winter занимали промежуточное место. К сожалению, большинство устойчивых сортов оказалось мало удовлетворительным по другим качествам. Мягкие пшеницы поражаются гессенской мухой значительно больше, чем твердые (В. Г. Батыренко, А. Кириченко, Д. Знойко и др.). По исследованиям А. В. Знаменского в Полтаве (1926), твердые пшеницы в среднем были заражены на 14.9%, а мягкие в среднем на 75.5% по кустам. Подсчет поражения по стеблям для твердых пшениц дал 11.1%, для мягких — 60.3%. Выяснилось, что шведская муха заражает одинаково оба вида пшеницы при яйцекладке; но в дальнейшем, очевидно, ряд личинок на твердой пшенице гибнет. Причина этого явления еще недостаточно изучена. Однозернянки (*Triticum monococcum*) проявили себя в Одессе чрезвычайно стойкими к гессенской мухе (Д. Знойко).

Опыты скрещивания показали, что признак устойчивости к гессенской мухе унаследуется и определяется многими факторами и может быть соединен с такими свойствами, как качество муки, зимостойкость, скороспелость, неполегаемость (Parker, Д. В. Знойко и А. Кириченко). Сортовые различия в отношении к гессенской мухе, по-видимому, связаны не с морфологическими отличиями, как предполагали раньше, а с особенностями химического состава плазмы или клеточного сока (Parker, А. Кириченко и Д. Знойко) и связаны с избирательной способностью гессенской мухи.

По данным государственной сети сортоиспытания, твердые пшеницы поражаются шведской мухой больше сортов мягкой пшеницы.

Наблюдается целая градация типов устойчивости к шведской мухе.

Сорта ячменя резко отличаются по их устойчивости к поражению шведской мухой Oscinella frit. Наиболее устойчивыми (наименее заражаемыми) являются формы типа двурядных закавказских ячменей *colchicum*, установленных Р. Э. Регелем, обладающих своеобразной кустистостью, с большим числом ровных стеблей и практически чрезвычайно стойких к шведской мухе. Наоборот, широколистные малокустистые голозерные ячмени (var. *coeleste*), в особенности в большом количестве возделываемые в высокогорных районах Средней Азии, чрезвычайно сильно страдают от шведской мухи. Еще более резки различия этих сортов по зараженности шведской мухой колосков (Н. Н. Троицкий). Группа двурядных ячменей почти не заражается в полевых условиях (Ленинград), в то время как группа *vulgare coeleste* рекордна в смысле заражаемости. Работами Детскосельской энтомологической станции (Н. Н. Троицкий) выяснено, что в сравнении с другими ячменями двурядные кавказские формы (*colchicum*) очень мало заражаются шведской мухой в период

всходов и почти не заражаются в период колошения. Кроме того, кавказские двурядные ячмени обладают способностью к энергичному кущению нижнего (первого) и верхнего (второго) узлов. Имеющее место при кущении одновременное развитие нескольких стеблей делает их более устойчивыми в отношении повреждений шведской мухой.

По данным из Саратова (Н. Л. Сахаров), ячмень *colchicum* выделяется относительной устойчивостью к шведской мухе и в условиях юго-востока европейской части СССР. Сортовые отличия им отмечаются и для пшеницы, но все они поражались в той или иной степени, в особенности при перенесении в другие районы. Так, твердая пшеница Melanopus 069, совершенно устойчивая на Уральской станции, на Саратовской была повреждена на 16.4%. Этот факт, возможно, объясняется вообще слабым развитием шведской мухи около Уральска.

Канлиф (Cunliffe, 1925) отмечает, что некоторые сорта овса в Англии сравнительно противостоят шведской мухе благодаря способности быстро отрастать, обладая большей энергией кущения. Среди наших обычных сортов овса, по данным Госсортосети, устойчивых форм не найдено.

Вопрос о сортовых различиях пшениц по поражаемости шведской мухой пока еще окончательно не выяснен. По данным Госсортосети, все обычные местные и селекционные мягкие пшеницы не выявляют существенных сортовых различий.

Обычно в СССР наиболее поражаемой шведской мухой культурой является ячмень, затем идут твердые пшеницы, мягкие пшеницы и, наконец, овес. В Западной Европе наиболее поражается овес, наименее ячмень. В Северной Америке наиболее поражаемой считается пшеница. На Дальнем Востоке шведская муха ведет себя у нас так же, как в Америке, в Белоруссии и на Северном Кавказе — как в Западной Европе (Любищев, 1933). Решающими, по мнению А. А. Любищева, являются условия произрастания, в особенности влажность. В более влажных условиях сильнее поражается овес, в более сухих — ячмень.

Резко выделился по своей стойкости к шведской мухе в условиях массового поражения пшениц в Майкопском районе (Северный Кавказ) новый вид пшеницы — *Triticum timopheevii*, отличающийся характерной сильной опушенностью листвы и листовых влагалищ (наблюдения Я. С. Аксинина). Устойчивость к поражению проявилась и на стеблях, и на зерне. В условиях Детского Села (под Ленинградом) *T. timopheevii* в опытах с разными сроками посева неизменно проявлял себя сравнительно устойчивым к шведской мухе, особенно в первый период роста (наиболее опасный), до начала кущения. Позднее повреждения хотя и отмечались, но уже не имели значения, так как поражались недогоны (Чесноков, 1934). Вид этот заслуживает особого внимания селекционеров, тем более что он устойчив к ряду грибных заболеваний. Устойчивость этого вида к шведской мухе особенно интересна, так как он

представлен поздними яровыми сортами, обычно сильно поражаемыми мухой.

Н. Л. Сахаров нашел, что сорта пшеницы резко отличаются по устойчивости к яровой мухе — Phorbia (Adia) genitalis. Твердые пшеницы проявили устойчивость, мягкие — восприимчивость. Устойчивость определяется, как это выяснилось, строением листового влагалища: чем плотнее оно облегает соломину, тем пшеница будет менее поражаться мухой. Плотность обхвата определяется, в свою очередь, строением язычка (ligula). Безлигульные формы поражаются особенно сильно. Значение крепости охвата стебля при поражении мухой объясняется тем, что на формах с сильно развитым язычком муха не может просунуть яйцеклада во влагалище для откладки яиц. Опушенность листьев способствует поражению. Чем быстрее и энергичнее развиваются стебли куста, тем растение быстрее восстанавливает убыль от повреждения и противостоит ему.

Прекрасные исследования по устойчивости сортов ячменя к злаковой нематоде Heterodera schachtii проведены Нильссоном-Эле в Швеции. Им выделен ряд сортов двурядного ячменя, резко отличающегося устойчивостью к нематоде. Таковыми оказались Ганхен, Шевалье I, Шевалье II, Лебединая Шея, Примус. Местные шведские, в особенности четырехрядные, сорта оказались сравнительно сильно поражаемыми. Опыты скрещивания показали, что свойство устойчивости менделирует. При этом в ряде сочетаний в F_3 и F_4 наблюдались простые отношения, близкие 3 : 1. Иммунитет доминирует над восприимчивостью. При этом устойчивость могла быть сочетаема и с другими свойствами. Наиболее поражаемой нематодой культурой в Швеции является овес, который идет обыкновенно в севообороте после ячменя. Выведение устойчивых сортов ячменя, а тем самым уменьшение зараженности полей нематодой повысило урожай и последующей овсяной культуры.

Сорта красного клевера отличаются по устойчивости к повреждению Empoasca fabae (Jewett, 1933).

Ортон выделил среди сортов коровьего гороха (*Vigna sinensis*) устойчивый сорт Iron, не поражаемый нематодой Heterodera radicicola; устойчивость и здесь, так же как в случае у Нильссон-Эле, доминировала над поражаемостью.

Особенно хорошо выяснен иммунитет подсолнечника к подсолнечной моли (Homeosoma nebulella), обусловливаемый наличием в оболочке семянок подсолнечника панцирного слоя, состоящего из темноцветных клеток со своеобразным химическим составом, главным образом определяемым углеродом (до 76%). В обыкновенном поражаемом подсолнечнике при поперечном разрезе семянок слои идут следующим образом: эпидермис, пробковая ткань, склеренхима; у панцирного подсолнечника: эпидермис, пробковая ткань, панцирный слой, склеренхима. Образование

панцирного слоя семянок идет следом за их оплодотворением. На третий-четвертый день можно наблюдать побурение оболочек, что является следствием формирования этого слоя под пробковой тканью семянок. Н. Л. Сахаровым (1925) установлено, что моль при откладке яиц не делает различий между панцирными и обыкновенными сортами. В дальнейшем, однако, у панцирных сортов защитный слой в оболочке образуется раньше, чем гусеницы начнут питаться семянками. Гусеницы не в состоянии прогрызть панцирный слой семянки, соскабливая с оболочки лишь эпидермис и пробковую ткань. Панцирный слой защищает семянки от поедания гусеницами подсолнечной моли, особенно если он достаточно развит (см.: Е. М. Плачек, Н. Л. Сахаров, Ф. Сацыперов и др.). Ханаузек, подробно изучивший природу панцирного слоя и его химический состав, называет его «карбогенным», т. е. углистым слоем, носящим такое название благодаря большому количеству углерода. Слой этот защищает семянку от паразитов и высыхания. Из 278 сложноцветных 98, по исследованиям Ханаузека, обладают углистым панцирным слоем. В трибе *Heliantheae* все без исключения роды снабжены углистым слоем.

Весьма существенно, что часто панцирные сорта являются одновременно устойчивыми к заразихе. Связь эта не абсолютная, но, во всяком случае, среди группы панцирных подсолнечников встречается много форм, иммунных к заразихе. Опыты Е. М. Плачек показали, что панцирность, другими словами устойчивость к подсолнечной моли, является менделирующим свойством.

Работами селекционных станций (Е. М. Плачек на Саратовской станции, Жданов в Ростове, Карзин в Западной Сибири и др.) выведены ценные панцирные масличные формы подсолнечника, и подсолнечная моль, одно время опустошавшая эту культуру, исчезает вместе с введением в посев молеустойчивых сортов.

По наблюдениям ряда авторов (например, Н. Л. Сахарова и О. А. Пилюгина в Саратове), сорта гороха, вики и чечевицы резко отличаются по поражению, акациевой метлицей (бобовой огневкой) — Etiella zinckenella. Процент заражения зерна в одних и тех же полевых условиях по сортам варьировал от 0.1 до 59.3. Из устойчивых сортов гороха выделились *Pisum sativum vulgare* сибирский и *P. sativum vulgare* Московской селекционной станции, а также восковой горох — *P. sativum vitelinum*; из чечевицы — *Lens esculenta* var. *himalayensis* (0.1) и бухарская чечевица (0.3); из вик — *Vicia sativa* var. *typica leucosperma*, *V. sativa* var. *typica melanosperma.*

Большие исследования проведены по сортовой повреждаемости гороха зерновкой — Bruchus pisorum. Наименее поражаемыми в условиях Украины оказались сорта с поздним сроком цветения. Сорта со средним и ранним сроком зацветания дали наиболее высокий процент поврежденных зерен (Краснюк, 1929). Абсолютно устойчивых в отношении зерновки

сортов гороха не существует. Наиболее стойкими, по испытаниям на Украине (Кораб, 1927), оказались афганские мелкозерные горохи — *Pisum asiaticum*. Гороховая зерновка явно предпочитает для откладывания яиц крупнозерные формы обыкновенного *P. sativum*. Не поражается зерновкой нут (бараний горох) — *Cicer arietinum*, что объясняют наличием в оболочке их бобов щавелевокислых солей. Нут также устойчив и к бобовой огневке (Etiella zinckenella).

В отношении повреждений насекомыми у капусты малой поражаемостью выделяются сорта краснокочанные. Наибольшей поражаемостью характеризуются сорта цветной капусты; промежуточное место занимают белокочанные сорта. Таково отношение к огородным блошкам из рода Phyllotreta (Лебедев, 1924), к капустной тле, капустной мухе и капустной совке (по сообщению Н. Н. Богданова-Катькова).

Учение об устойчивости сортов к насекомым разработано пока недостаточно. Вопрос усложняется большой ролью в проявлении сортовых различий к поражению насекомыми условий среды, включительно до микроклимата, создаваемого самим сортом (его облиственностью, темпами и ритмом сорта). Условия среды резко изменяют поведение насекомых. Так, например, водный баланс в поливной культуре имеет огромное значение как в развитии растений, так и в поражении их. Из опытов в Египте известно, что при усиленном поливе египетский клевер сильно поражается тлей. Путем удобрений можно до некоторой степени изменить устойчивость растений. Так, Эндрюс показал, что путем сильного удобрения чайного куста калийными и фосфорнокислыми туками можно повысить его устойчивость к москитам (mosquito blight). Мамфорд указывает, что углекислые соли натрия и сернокислый аммоний повышают устойчивость капусты к мухе Phorbia brassicae.

Различия в почвенных условиях, а также в климате играют весьма существенную роль в определении взаимоотношений между сортом и насекомым. Задачей ближайших лет является не только углубленное изучение отдельных случаев сортовой устойчивости, но и критический синтез разрозненного опыта.

Конечной целью селекции и в этом разделе является групповой иммунитет одновременно к нескольким заболеваниям и, больше того, совмещение одновременно иммунитета к ряду важнейших грибных, бактериальных и вирусных болезней с устойчивостью к насекомым.

Значительное число фактов по распределению иммунитета свидетельствует о выявлении закономерности также в отношении насекомых, как и в отношении паразитических грибов и других болезней. Наличие устойчивых сортов или отсутствие таковых в пределах одного и того же культурного растения в отношении насекомых-монофагов определяется в большей мере степенью биологической специализации паразита, а с другой стороны, дифференциацией самих растений-хозяев. Чем более резко

разбито данное растение на самостоятельные виды и обособленные географические группы, чем резче сортовые контрасты в смысле морфологических и физиологических признаков, тем больше шансов найти сортовые различия в отношении реакций к поражению отдельным видом специализованных насекомых.

Фактические данные говорят о полной возможности создания группового иммунитета к ряду заболеваний. Так, американские виды винограда, устойчивые к филлоксере, одновременно иммунны к милдью. Панцирные сорта подсолнечника, устойчивые к моли, нередко устойчивы одновременно к заразихе. Л. Жданову удалось соединить в одном сорте устойчивость к «злой» заразихе, панцирность семянок, а следовательно, непоражаемость молью и высокую масличность.

Вид пшеницы *Triticum timopheevii* устойчив к поражению шведской мухой, а также обладает иммунитетом к бурой и желтой ржавчине, к фузариозам и, по-видимому, к пыльной головне и ряду других грибных заболеваний.

Мексиканский вид дикого картофеля *Solanum demissum*, как показали недавно Трувело, Лакотт и Тенар, будучи весьма устойчив к фитофторе, а также и к низким температурам, слабо поражается бичом картофеля в Америке — колорадским жуком Leptinotarsa decemlineata.

В решении задачи отыскания устойчивых видов и сортов культурных растений в некоторых случаях может играть большую роль интродукция новых видов и родов растений, в особенности в отношении узко специализованных паразитов насекомых, при соблюдении строгого карантина при ввозе семян и растений. Боденгеймер (Bodenheimer, 1926) показал на примере культурных растений Палестины и отчасти и других стран, что новые культуры в тех случаях, когда с ними вместе не привезены их паразиты, характеризуются малым числом видов вредных насекомых. То же указывает Фабр в «Инстинкте и нравах насекомых» (т. II, в главе о зерновках).* Процесс приспособления местной энтомофауны к новым растениям-хозяевам (за исключением полифагов), по-видимому, в большинстве случаев очень медленный. Австралийские и китайские культурные растения (эвкалипты, казуарины, цитрусовые) мало поражаются на новом местообитании, даже при широком их распространении. Эвкалипты в Палестине — самое обычное дерево в настоящее время, и на них, как пишет Боденгеймер — наиболее компетентный энтомолог этой страны, почти отсутствуют вредители; то же на казуаринах. Иначе дело обстоит, когда ввозятся виды, близкие к туземным растениям, на которые легко переходят даже узко специализованные паразиты.

Виды фасоли, ведущие начало из Мексики и Центральной Америки, имеют, как известно, очень мало вредителей-насекомых в Европе. То же

* См. русск. перевод, 1914, Пгр.

установлено для картофеля, ведущего начало из Южной Америки. В то время как в Америке он поражается многими видами насекомых, в Европе ему свойственны немногочисленные виды насекомых (по сообщению Н. Н. Богданова-Катькова).

Задачей ближайших лет является планомерное изучение отношения важнейших культурных растений в их видовом и сортовом разнообразии к различным грибным, бактериальным, вирусным заболеваниям, а также к вредителям из мира насекомых. Для определенного набора стандартных селекционных сортов последовательно должна быть выяснена реакция их в отношении заболеваний, должна быть создана фитопатологическая и энтомологическая классификация сортов и видов важнейших культурных растений, на основе которой должна строиться планомерно будущая селекционная работа.

ШКАЛА СОРТОВОЙ УСТОЙЧИВОСТИ К ИНФЕКЦИОННЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ

В нашей книге «Иммунитет растений...» (Вавилов, 1919) мы подробно остановились на шкалах отметок степени восприимчивости растений к паразитическим грибам. Обычно сортовая невосприимчивость не бывает абсолютной, а проявляется только в большей или меньшей степени сопротивляемости растений инфекции. При изучении устойчивости сортов к различным заболеваниям приходится прибегать к шкалам устойчивости или шкалам поражаемости (при оптимальных условиях инфекции).

Наряду с обычным выражением степени поражаемости в процентах пораженных растений, или в процентах пораженной грибом листовой площади, или в грубо условной классификации степеней, выражающих количественное соотношение, мы считали и считаем необходимым дополнение этих количественных выражений качественной характеристикой специфической реакции между паразитом и растением у различных сортов. Эти специфические различия выражаются в характере отмирания тканей, в характере поражения, в его локализации. Так, например, некоторые формы и виды овса определенно характеризуются локализацией поражения пыльной головней исключительно в тычинках; внешне метелка таких овсов выглядит совершенно здоровой. Иммунные к ржавчине сорта обычно обнаруживают явные следы борьбы клеток растения с проникшим в ткани грибом, что проявляется отмиранием тканей, желтыми участками.

По отношению к листовым и стеблевым экто- и эндодермическим грибным паразитам в общих чертах можно наметить следующие типы взаимоотношений растений и паразитов.

1) Когда растение совершенно иммунно и при заражении в самых оптимальных условиях не видно никаких следов инфекции. Споры или не прорастают на эпидермисе, или они прорастают, проникают в ткани хозяина, но не в состоянии развить мицелий и нормальные гаустории в клетках и межклеточных пространствах. Таково, например, поведение однозернянок или *Triticum timopheevii* при поражении их бурой и желтой ржавчиной.

2) Обратное явление имеет место при сильной восприимчивости сортов, когда гриб свободно проникает в растение, заражает его; гаустории глубоко проникают в клетки хозяина, грибница образует многочисленные нормальные подушечки (пустулы) спор; клетки самого растения, смежные с развившейся пустулой, при этом продолжают оставаться здоровыми, выполненными хлорофиллом, производя впечатление, что гриб не разрушает листа, а медленно использует своего хозяина и даже стимулирует некоторые его клетки к более интенсивной жизнедеятельности. Иными словами, при соответствии гриба растению-хозяину вначале создаются как бы симбиотические отношения.

Между этими двумя крайними положениями размещаются всевозможные степени проявления большей или меньшей иммунности, с которыми обыкновенно и приходится встречаться при изучении устойчивости растений.

3) В одних случаях, резко проявленного иммунитета, грибы проникают в ткани хозяина и бледные или желтые пятна на листьях и стеблях обнаруживают присутствие мицелия в межклеточных пространствах и в клетках (при заражении ржавчинными и мучнисторосяными грибами), отчего часто весьма устойчивые формы растений, например у злаков и роз, покрыты множеством мелких желтоватых и бурых пятен, из которых каждое представляет участок заражения. Споры при этом или совершенно не образуются, или они образуются, но не в состоянии разорвать эпидермис и выйти наружу в форме подушек, например у западноевропейских эммеров (*T. dicoccum*); изредка мелкие подушки гриба все же образуются и на таких иммунных растениях.

4) В других случаях, более частых, споры образуются, пустулы прорывают эпидермис и свободно выходят наружу, иногда в очень большом количестве, но бурые и желтые пятна, окружающие такие подушечки, обыкновенно более мелкие по сравнению с нормальными, свидетельствуют об отмирании ткани растений на месте проникновения гриба и о нарушении нормального питания клеток растения-хозяина, а вместе с тем и паразитов.

Прилагаемая цветная таблица ([2]) изображает принятые нами степени устойчивости к желтой и бурой ржавчине пшеницы (*Puccinia glumarum* и *P. triticina*) при оптимальных условиях заражения, выражаемые четырехбалльной шкалой. Принятая нами система отметок поражаемости

для листовых видов ржавчины для взрослых растений в конце созревания при оптимальных условиях заражения имеет следующий вид:

4 — растения сильно поражаются ржавчиной; верхние листья сплошь покрыты крупными подушками спор; желтых пятен отмирающей ткани листа вокруг подушек нет;

3 — растения средней поражаемости ржавчиной; верхние листья частью свободны от ржавчины; пустул гриба на средних листьях очень мало; в общем они более рассеяны, явно мельче предыдущих и окружены участками пожелтевшей и побуревшей ткани листа;

2 — растения поражаются слабо; отдельные маленькие подушечки гриба рассеяны на листьях; очень резко выражены участки желто-бурой ткани листа на местах заражения грибом; часть подушечек не может прорвать эпидермиса;

1 — растения поражаются очень слабо; одиночные мелкие подушечки гриба на листьях; очень часто подушки не могут прорвать эпидермиса; места заражения грибом обнаруживаются участками желто-бурой ткани листа;

0 — полное отсутствие развития подушек гриба.

Для других грибов пришлось бы изменить соответствующим образом шкалу отметок.

Из нашего опыта применения шкал отметок мы считаем, что в распознании сортовых различий в иммунитете такого рода качественно-количественная шкала наиболее целесообразна. Естественно, что в отношении различных паразитов она должна быть соответственно видоизменена, но основной принцип учета наряду с количеством паразита качества реакции должен быть взят в основу. Такого рода шкала удобна особенно для ориентировки в большом разнообразии сортов.

Некоторые исследователи применяют шкалу Мельхерса и Паркера (Melchers a. Parker), которые учитывают исключительно количество пустул. Конечно, для немногих сортов возможно и целесообразно применение более детальных исследований по ярусам в различное время с детальным количественным учетом. Сорта отличаются по времени появления ржавчины и других грибов, что обнаруживает также сортовую специфику. Американская шкала Мельхерса и Паркера учитывает степень закрытия поверхности листа пустулами ржавчины. Максимальный балл 100% ставится при покрытии пустулами 37% всей поверхности листа; за этим баллом идет 65, 40, 25 и 10%. Эта шкала справедливо подверглась критике Н. А. Наумовым (1924). Шкала Мельхерса и Паркера видоизменена Л. Ф. Русаковым (1927).

Из всего вышеизложенного о природе иммунитета ясно, что количество паразита, количество подушек, пустул не является основным и определяющим моментом. Сорта, имеющие небольшое число пустул, практически могут страдать более от поражения грибом, чем сорта, покрытые

большим числом пустул. При поражении приходится учитывать возраст, условия развития эпидемии. Если в условиях искусственного заражения в вегетационном домике, может быть, и статистический метод приемлем, то в полевых условиях, нам думается, в основу наиболее удобно брать вышеизложенную качественно-количественную шкалу.

Для головневых грибов практически, естественно, наиболее правильно учитывать процент пораженных растений. Но все же и в отношении головни сорта кукурузы, сорго, пшеницы, ячменя и овса проявляют различия качественного порядка, обнаруживающиеся в локализации паразита, в поведении тканей растения.

Дробные методы учета, практикуемые некоторыми исследователями, весьма кропотливы, и поэтому если и применимы, то для немногих, детально изучаемых сортов.

БИБЛИОГРАФИЯ ПО ИММУНИТЕТУ РАСТЕНИЙ

Вавилов Н. И. 1919. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. Изв. Петровской с.-х. академии, вып. 1—4, М., стр. 1—240.

Приведена библиография в 206 названий.

Троицкий Н. Н. 1929. Филлоксерный вопрос в Средней Европе. Тр. по прикл. энтомол., т. 15, вып. 1, стр. 1—197.

Дана библиография по борьбе с филлоксерой с указанием отчасти и работ, касающихся устойчивости виноградных лоз к филлоксере, а также по вопросу о биологических расах филлоксеры.

Ячевский А. А. 1930. Перспективы современных фитопатологических исследований в области иммунитета и профилактики растений. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству (Ленинград, янв. 1929), т. 5, Л., стр. 103—131. (Всесоюзный институт растениеводства).

Дан список важнейшей литературы по специализации грибов в количестве 93 названий. Дан список литературы для СССР (по 1928 г.).

Arthur J. C. 1929. The plant rusts (*Uredinales*). J. Willey a. Sons, N. Y., стр. V + 446.

В этой книге дана обширная библиография (около 1000 названий) по ржавчине. Большое внимание уделено и взаимоотношениям растения и ржавчины.

Atanasoff D. 1934. Bibliography of plant viruses. Sofia.

Breeding varieties resistant to disease. (Bibliography). 1930. Imperial Bureau of plant genetics, school of agriculture, Cambridge, стр. 1—43.

Перечень новейших работ по селекции на иммунитет к паразитическим грибам, вирусам и насекомым по отдельным культурам и по важнейшим болезням с краткими введениями. Перечни неполны и составлены применительно к отдельным культурам.

Carbone D. e C. Arnaudi. 1930. L'immunita nelle piante. Con prefazione di Serafino Belfanti. Istituto Sieroterapico Milanese, Milano, стр. XII + 274.

По отдельным главам приведена значительная литература, в особенности по приобретенному иммунитету.

Chester K. S. 1933. The problem of acquired physiological immunity in plants. Quarterly Review of Biology, vol. 8, стр. 129—154, 275—324.

Дана обширная библиография по приобретенному иммунитету (201 название).

Fischer E. und E. Gäumann. 1929. Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. G. Fischer, Jena, стр. XI + 428.

См. гл. I: Die Vorbedingungen auf Seiten des Wirtes (стр. 8—130, библиография — 240 названий). Кроме того, и в других главах дана библиография по паразитам, относящаяся близко к области иммунитета. При этом приводимая библиография составлена исключительно внимательно и вместе с текстом по существу может служить превосходным введением в изучение иммунитета. Мало внимания уделено собственно селекции на иммунитет и генетике.

Hansen H. P. 1934. Inheritance of resistance to plant diseases caused by fungi, bacteria and vira. A collective review with a bibliography. Kongelige Veterinaerog Landbohøskole (København), Aarsskrift, 1934, стр. 1—74.

К работе, представляющей критическую сводку, приложена очень хорошо составленная библиография по наследственности иммунитета растений (250 названий). Для генетики это незаменимое справочное издание.

Köhler E. 1930. Die Immunitätsfrage im Lichte neuer Forschung. Mitteilungen d. Deutschen Landwirtschafts Gesellschaft, Bd. 45, стр. 687—689, 709—711.

Kostoff D. 1934. Inheritance of natural immunity in plants with special reference to breeding immune varieties. Zeitschrift f. Züchtung, Reihe A, Bd. 19, стр. 550—576.

Künkel L. O. 1928. Virus diseases of plants. В кн.: Filterable viruses. Edited by T. M. Rivers. Williams a. Wilkins Co., Baltimore, part 9, стр. 335—369.

Matsuura H. 1933. A bibliographical monograph on plant genetics (genic analysis) 1900—1929. 2-d ed., rev. and enlarged. Hokkaido Imperial University, Sapporo, стр. XX + 787.

По отдельным растениям даны краткие рефераты работ по генетике иммунитета, а также перечень генетической литературы на 1929 г. Вместе с работой Ганзена это издание позволяет быстро ориентироваться в обширной литературе по наследственности иммунитета.

Müller A. 1926. Die innere Therapie der Pflanzen. P. Parey, Berlin, стр. 1—206.

Дана обширная библиография (214 названий), в особенности по вопросу инъекции химических соединений в ткани растений, по физиологии передвижения соков растений, а также вообще по иммунитету растений.

Nobécourt P. 1927. Contribution à l'étude de l'immunité chez les végétaux. Impr. Bosc. Fr. et Riou, Lyon, стр. 1—174.

Приведена библиография по иммунитету из 246 названий.

Otero J. I. and M. T. Cook. 1934. Partial bibliography of virus deseases. Journal Agriculture University Puerto Rico, vol. XVIII, № 1—2. January—April, 1934, стр. 1—400.

Хорошо составленная библиография с аннотациями.

Owens C. E. 1928. Principles of plant pathology. J. Willey a. Sons, N. Y., стр. XII—629.

См. гл. 9: Disease resistance and immunity in plants, стр. 113—131, библиография — 90 названий.

Stakman E. C. 1929. Physiologic specialization in plant pathogenic fungi. Leopoldina (Kais. Akad. d. Naturwiss. in Halle), Bd. 4, стр. 263—289.

Обзор исследований по специализации с исчерпывающей библиографией по этому вопросу по 1927 г. (146 названий). Лучшая сводка по этому вопросу по 1927 г.

Walker J. C. 1924. On the nature of disease resistance in plants. Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters, vol. 21, стр. 225—247.

Дана хорошо составленная библиография по вопросу о природе иммунитета растений (95 названий).

Zimmermann A. 1925—1927. Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. 1. Die Erysiphaceen. Zentralblatt für Bakteriologie, Abt. 2, Bd. 63, стр. 106—124. 2. Die Uredineen. Ibid., Bd. 65, стр. 311—418. 3. Sclerotinia, Monilia und Botrytis. Ibid., Bd. 69, стр. 352—425; Bd. 70, стр. 51—86, 261—313, 411—436.

Обстоятельная сводка по отдельным вопросам иммунитета; особенно много внимания уделено взаимоотношениям паразитов и хозяев, роли среды и природе иммунитета. В конце статей даны обширные библиографии.

Общие работы

Вавилов Н. И. 1913. Очерк современного учения об иммунитете хлебных злаков к грибным заболеваниям. Тр. Селекц. станции при Московском с.-х. институте, вып. 1, стр. 1—46.

Вопрос о физиологических расах грибов в этой работе ввиду его неизученности ко времени составления не затронут.

Вавилов Н. И. 1919. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. Изв. Петровской с.-х. академии, вып. 1—4, стр. 1—240.

(Кренке Н. П.) Krenke N. P. 1933. Wundkompensation. Transplantation und Chimären bei Pflanzen. Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere, Bd. 29, стр. XVI + 934.

Мечников И. И. 1903. Невосприимчивость в инфекционных болезнях. Перев. с франц., СПб., К. Л. Риккерт. (Гл. 3. Некоторые сведения относительно невосприимчивости многоклеточных растений, стр. 29—39).

Навашин С. Г. 1915. Инфекционные болезни растений. Мед. микробиология, т. III, стр. 1—23.

Ячевский А. А. 1929. Перспективы современных фитопатологических исследований в области иммунитета и профилактики растений. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., сел., семеноводству и плем. животноводству (Ленинград, янв. 1929), т. 5, Л., стр. 103—131 (Всесоюзный институт растениеводства).

В этой статье дана библиография новых работ по иммунитету.

Brooks F. T. 1928. Disease resistance in plants. New Phytologist, vol. 27, № 2, стр. 85—97.

Butler E. J. 1918. Immunity and disease in plants. Agricultural Journal of India, vol. 13 (Indian Science Congress Number), стр. 10—28.

Comes O. 1916. La profilassi nella patologia vegetale. R. Istituto d'Incoraggiamento di Napoli, стр. 1—172.

Fischer E. und E. Gäumann. 1929. Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. G. Fischer, Jena, стр. XI + 428.

Gäumann E. 1928. Das Problem der Immunität im Pflanzenreich. Beiblatt zur Vierteljahrsschrift Naturforschender Gesellschaft in Zürich, Bd. 73, Festschrift Hans Schinz, стр. 450—468.

Весьма ценная сводка по вопросу о природе естественного иммунитета и о взаимоотношениях среды и иммунитета. Здесь дана библиография по иммунитету по 1929 г.

Köler E. 1929. Die Resistenzfrage im Lichte neurer Forschungsergebnisse. Zentralblatt für Bakteriologie, Abt. 2, Bd. 78, стр. 222—241.

Интересная статья, посвященная классификации видов иммунитета и взаимоотношению растений-хозяев и паразитов. Колер сводит число физиологических рас в пределах видов к меньшему числу.

Martin H. 1928. The scientific principles of plant protection. Edw. Arnold, London, стр. XII + 316.

Есть также два русских перевода.

Molz E. 1917. Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, Bd. 5, стр. 121—244.

Обстоятельная, но в отдельных частях устаревшая сводка. В ней особенно ценен обширный фактический материал.

Owens C. E. 1928. Principles of plant pathology. J. Willey a. Sons, N. Y., стр. XII + 629.

Rawlins T. E. 1933. Phytopathological and botanical research methods. Chapman a. Hall, London; J. Willey a. Sons., N. Y., стр. VIII + 156.

Smith K. M. 1933. Recent advances in the study of plant viruses. J. a. A. Churchil, London, стр. XII + 423.

Обстоятельная сводка по современному состоянию учения о вирусных болезнях растений, с главой об иммунитете и с библиографией при каждой главе, охватывающей в целом несколько сот названий работ по вирусным болезням.

Walker J. C. 1924. On the nature of disease resistance in plants. Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters, vol. 21, стр. 225—247.

Краткое, ясное изложение знаний о природе иммунитета растений с приложением хорошо составленной библиографии по этому вопросу.

Wardle R. A. 1929. The problems of applied entomology. Manchester University Press, стр. XII + 587.

В этой книге особенный интерес представляет содержательная краткая глава по устойчивости растений-хозяев к повреждению насекомыми (host resistance, стр. 1—40). К ней дана краткая библиография.

Zimmermann A. 1925—1927. Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. 1. Die Erysiphaceen. Zentralblatt für Bakteriologie, Abt. 2, Bd. 63, стр. 106—124. 2. Die Uredineen. Ibid., Bd. 65, стр. 311—418. 3. Sclerotinia. Monilia und Botrytis. Ibid., Bd. 69, стр. 352—425; Bd. 70, стр. 61—86, 261—313, 411—436.

Весьма ценная работа, критически сопоставляющая обширную литературу. Особенно хорошо освещен вопрос о взаимоотношениях иммунитета и среды.

Приобретенный иммунитет

Каляев А. 1933. Приобретенный иммунитет у растений. Усп. современной биологии, т. 2, № 3, стр. 75—79.

Каляев А. В., А. Т. Кравченко и Н. И. Смирнова. 1934. К проблеме приобретенного иммунитета у растений. Журнал микробиол. и иммунобиол., т. XII, вып. 3, стр. 503—516.

Фриде К. А. 1931. Иммунитет у растений. Соц. реконструкция и наука, вып. 2/3, стр. 93—104.

Общая статья о приобретенном иммунитете.

Arnaudi C. 1932. La vaccinazione delle piante. Bullettino dell' Agricultura, № 3.

Bernard N. 1909. Remarques sur l'immunité chez les plantes. Bulletin de l'Institut Pasteur, t. 7, стр. 369—386.

Blackmann V. H. 1922. Discussion on some similarities and dissimilarities between plant and animal diseases. With special reference to immunity and virus diseases. British Medical Journal, № 3225, стр. 718—722.

Blackmann V. H. 1925. Physiological aspects of parasitism. Presidential address. British Association for Advancement of Science, Sect. K (1924), стр. 233—246.

Carbone D. 1926. L'immunita nelle piante. Rivista di Biologia, vol. 8, facs. 1, стр. 62—73.

Carbone D. 1931. L'immunité chez les plantes. В кн.: 1-er Congrès International de Microbiologie (Paris, 1930), Paris, 1931, vol. 1, стр. 627—634.

Carbone D. e C. Arnaudi. 1930. L'immunita nelle piante. Con prefazione di Serafino Belfanti. Instituto Sieroterapico Milanese, стр. XII + 274.

Важнейшая сводка по приобретенному иммунитету.

Carbone D. e A. Kalajev. 1932. Ricerche sulle vaccinazione delle piante. Phytopathologische Zeitschrift. Bd. 5, стр. 85—97.

Chester K. S. 1933. The problem of acquired physiological immunity in plants. Quartely Review of Biology, vol. 8, стр. 129—154, 275—324.

Обстоятельный обзор современного состояния учения о приобретении иммунитета и библиография (200 названий).

Chester K. S. and T. W. Whitaker. 1932. Studies on the precipitin reaction in plants. III. A biochemical analysis of the «normal precipitin reaction». Journal of the Arnold Arboretum, vol. 13, стр. 52—54.

East E. M. 1931. Possible immunological reactions in plants. Harvey Lectures (1930—1931), стр. 112—128.

Hayes H. K., E. C. Stakman, F. Greffee and J. J. Christensen. 1923. Reaction of barley varieties to *Helminthosporium sativum*. Minnesota Agricultural Experiment Station, Technical Bulletin 21, стр. 1—47.

Kostoff D. 1929. Acquired immunity in plants. Genetics, vol. 14, стр. 37—77.

Kostoff D. 1932. Studies on the acquired immunity in plants induced by grafting. Zeitschrift für Immunitätsfoschung, Bd. 74, стр. 339—346.

Leeman A. C. 1932. The problem of active plant immunity. Zentralblatt für Bakteriologie, Abt. 2, Bd. 85, стр. 360—376.

Lumière A. et H. Couturier. 1921. L'anaphylaxie chez les végétaux. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), vol. 172, стр. 1313—1315.

Müller A. 1926. Die innere Therapie der Pflanzen. P. Parey, Berlin, стр. 1—206. (Monogr. angew. Entomologie).

Müller A. 1929. Innere Therapie bei Pflanzen. Umschau, Jg. 33, стр. 125—128.

Nobécourt P. 1925. L'anaphylaxie chez les végétaux. Bulletin de la Société Botanique de France, vol. 72, стр. 1094—1098.

Nobécourt P. 1927. Contribution à l'étude de l'immunité chez les végétaux. Impr. Bosc. Fr. et Riou, Lyon, стр. 1—174.

Обстоятельная критическая сводка по приобретенному иммунитету. Значительная часть книги посвящена личным исследованиям автора. Одна из важнейших работ по приобретенному иммунитету.

Otto R. und Herrig. 1927. Gibt es eine Anaphylaxie bei Pflanzen? Zeitschrift für Immunitätsforschung, Bd. 53, стр. 487—492.

Pierce Walter H. 1934. Viruses of the bean. Phytopathology, vol. 24, № 2, стр. 87—115.

Price W. C. 1932. Acquired immunity to ring spot in *Nicotiana*. Contributions from Boyce Thompson Institute, vol. 4, стр. 359—403.

Reed G. M. 1920. Varietal resistance and susceptibility of oats to powdery mildew, crown rust and smut. Missouri Agricultural Experiment Station, Research Bulletin 37, стр. 1—41.

Reed G. M. 1925. Varietal susceptibility of oats to loose and covered smuts. U. S. Department of Agriculture, Bulletin 1275, стр. 1—39.

Salaman R. N. 1933. Protective inoculation against a plant virus. Nature, vol. 131, стр. 468.

Sieden F. und Trieschmann. 1926. Ein neuer Weg zur Bekämpfung des Kartoffelkrebses? Mitteilungen d. Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft, Bd. 41, стр. 872.

Silberschmidt K. 1931a. Natürliche Resistanz und erworbene Immunität bei Pflanzen und Tiere. Sitzungsberichte d. Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München, Bd. 40, стр. 49—59.

Silberschmidt K. 1931b. Studien zum Nachweis von Antikörpern in Pflanzen, I. Planta, Bd. 13, стр. 114—168.

Silberschmidt K. 1932. Studien zum Nachweis von Antikörpern in Pflanzen, II. Planta, Bd. 17, стр. 493—589.

Silberschmidt K. 1933. Studien zum Nachweis von Antikörpern in Pflanzen, II, Teil B. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 20, стр. 105—178.

Thung T. H. 1931. Smetstofen planteneel bijenkele viruszíekten van de Tabaksplant. Handlingen de Nedel-Ind. Naturwetensch. Congr., 6, стр. 450—463.

Whitaker T. W. and K. S. Chester. 1933. Studies on the precipitin reaction in plants. 4. The question of acquired reactions due to grafting. American Journal of Botany, vol. 20, стр. 297—308.
Zoja A. 1925. L'immunita nelle piante. Atti del R. Istituto di Pavia, ser. III, vol. 2, стр. 15—47.

Природа естественного иммунитета

Сухоруков К. 1930. Энзиматическая активность растительного организма и некоторые явления физиологического иммунитета. Журнал опытн. агрономии Юго-Востока, т. 8, вып. 2, стр. 237—266.
Тропова А. Т. 1928. Активная кислотность клеточного сока некоторых растений и поражаемость их грибками и бактериями. Северо-Кавказская Ростово-Нахичеванская н/Д. краевая с.-х. опытная станция, Бюлл. 265, стр. 1—16.
Agerberg L. S., R. Schick, M. Schmidt und R. von Sengbusch. 1933. Die Bestimmung des Solaningehaltes von Pflanzen mit Hilfe von Cladosporium fulvum. Ein Beispiel für die Möglichkeit der Verwendung von Mikroorganismen in der züchterischen Selektionstechnik. Züchter, Jg. 5, стр. 272—280.
Allen R. F. 1923. A cytological study of infection of Baart and Kanred wheats by *Puccinia graminis tritici.* Journal of Agricultural Research, vol. 23, стр. 131—157.
Allen R. F. 1924. Cytological studies of infection of Baart, Kanred and Mindum wheats by *Puccinia graminis tritici* forms III and XIX. Journal of Agricultural Research, vol. 26, стр. 571—604.
Bavendamm W. 1928. Neue Untersuchungen über die Lebensbedingungen holzzerstörender Pilze. Ein Beitrag zur Frage der Krankheitsempfänglichkeit unserer Holzpflanzen. 1—2. Zentralblatt für Bakteriologie, Abt. 2, Bd. 75, стр. 503—533; Bd. 76, стр. 172—227.
Blackman V. H. 1924. Physiological aspects of parasitism. British Association for Advancement of Science, Sect. K., стр. 1—14.
Blackman V. H. and E. Welsford. 1916. Studies in the physiology of parasitism. II. Infection by *Botrytis cinerea.* Annals of Botany, vol. 30, стр. 389—398.
Brown W. 1915—1927. Studies in the physiology of parasitism. I. The action of *Botrytis cinerea.* Annals of Botany, vol. 29, стр. 313—348. III. On the relation between the «infection-drop» and the underlying host-tissue. Ibid., vol. 30, стр. 399—406. IV. On the distribution of cytase in cultures of *Botrytis cinerea.* Ibid., vol. 31, стр. 489—498. VIII. On the exosmosing of nutrient substances from the host-tissue into the infection-drop. Ibid., vol. 31, стр. 100—119. IX. The effect on the germination of fungal spores of volatile substances arising from plant tissues. Ibid., vol. 36, стр. 285—300. X. On the entrance of parasitic fungi into the host plant. Ibid., vol. 41, стр. 643—662.
Dickson J. 1925. The relation of plant physiology and chemistry to the study of disease resistance in plants. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 17, стр. 676—695.
Doussain C. 1925. Considération sur l'immunité chez les végétaux. Revue de Pathologie Comparée, vol. 25, стр. 73.
Dufrénoy J. 1931. L'immunité locale. В кн.: 1-er Congrès International de Microbiologie (Paris, 1930), Paris, 1931, стр. 1—7.
Ezekiel W. N. 1930. Studies on the nature of physiologic resistance to *Puccinia graminis tritici.* Minnesota Agricultural Experiment Station, Technical Bulletin 67, стр. 1—62.
Hart H. 1929. Relation of stomatal behavior to stem rust resistance in wheat. Journal of Agricultural Research, vol. 39, стр. 929—948.

Hanna W. F. 1931. Studies on the nature of rust resistance in wheat. V. Physiology of the host. Canadian Journal of Research, vol. 4, стр. 134—147.

Horne A. and F. M. Garter. 1932. Resistance in relation to chemical composition of apples. Department of Scientific and Industrial Research, Food Investigation Board, Report, стр. 286—292.

Howitt J. E. 1925. A review of our khowledge concerning immunity and resistance in plants. Quebec Society for the Protection of Plants, Annual Report 16th (1923—1924), стр. 9—17.

Hurd A. M. 1923. Hydrogen-ion concentration and varietal resistance of wheat to stemrust and other diseases. Journal of Agricultural Research, vol. 23, стр. 373—386.

Hurd A. M. 1924. The course of acidity changes during the growth period of wheat with special reference to stemrust resistance. Journal of Agricultural Research, vol. 27, стр. 725—735.

Hurd-Karrer A. M. 1925. Acidity and varietal resistance of wheat to *Tillctia tritici*. American Journal of Botany, vol. 12, стр. 359—371.

Hursh C. R. 1923. Morphological and physiological studies on the resistance of wheat to *Puccinia graminis tritici* Erikss. and Henn. Journal of Agricultural Research, vol. 27, стр. 381—412.

Jones L. R., J. C. Walker and W. B. Tisdale. 1920. *Fusarium* resistant cabbage. Wisconsin Agricultural Experiment Station, Research Bulletin 48, стр. 1—34.

Köler E. 1929. Die Resistenzfrage im Lichte neurer Forschungsergebnisse. Zentralblatt für Bakteriologie, Abt. 2. Bd. 78, стр. 222—241.

Kostoff D. and J. Kendall. 1929. Studies on the structure and development of certain cynipid galls. Biological Bulletin, vol. 56, стр. 402—458.

Laurent J. 1911. Les conditions physiques de la résistance de la vigne au mildiou. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), vol. 152, стр. 103—106.

Link G. K. K. and C. G. Sharp. 1927. Correlation of host and serological specificity of *Bacterium campestre*, *Bact. floccumfaciens*, *Bact. phaseoli* and *Bact. phaseoli sojense*. Botanical Gazette, vol. 83. стр. 145—160.

Link K. P. and J. C. Walker. 1933. The isolation of catechol from pigmented onion scales and its significance in relation to disease resistance in onion. Journal of Biological Chemistry, vol. 100, стр. 379—383.

Magrou J. 1924. L'immunité humorale des plantes. Revue de Pathologie Végétale, vol. 11, стр. 189.

Marryat D. C. E. 1907. Notes on the infection and histology of two wheats immune to the attacks of *Puccinia glumarum*, yellow rust. Journal of Agricultural Science, vol. 2, стр. 129—138.

Massee G. 1905. On the origin of parasitism in *Fungi*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, vol. 197, стр. 7—24.

McLean F. T. 1921. A study of the structure of the stomata of two species of *Citrus* in relation to citrus canker. Bulletin of the Torrey Botanical Club, vol. 48, стр. 101—106.

Miyoshi M. 1894. Über Chemotropism der Pilze. Botanische Zeitung, H. 1, стр. 1—28.

Nelson C. and M. Dworak. 1926. Studies on the nature of wilt resistance in flax. North Dakota Agricultural Experiment Station, Bull. 202, стр. 1—30.

Newton R. and J. A. Anderson, 1929. Studies on the nature of rust resistance in wheat. IV. Canadian Journal of Research, vol. 1, стр. 86—99.

Newton R., J. V. Lehman and A. E. Clarke. 1929. Studies on the nature of rust resistance in wheat, I—III. Canadian Journal of Research, vol. 1, стр. 5—35.

Peterson R. F. 1931. Stomatal behaviour in relation to the breeding of wheat for resistance to stem rust. Scientific Agriculture, vol. 12, стр. 155—173.

Reynolds E. S. 1926. Nutritional studies on *Fusarium lini.* Plant Physiology, vol. 1, стр. 151—164.

Reynolds E. S. 1931. Studies on the physiology of plant disease. Annals of Missouri Botanical Garden, vol. 18, стр. 57—95.

Rieman G. H. 1931. Genetic factors for pigmentation in the onion and their relation to disease resistance. Journal of Agricultural Research, vol. 42, стр. 251—278.

Rochlin E. 1933. Zur Frage der Widerstandsfähigkeit der Cruciferen gegen die Kohlhernie (Plasmodiophora brassicae Wor.). Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 5, стр. 381—406.

Walker J. C. 1923. Disease resistance to onion smudge. Journal of Agricultural Research, vol. 24, стр. 1019—1040.

Wasudava R. S. 1930. Studies in the physiology of parasitism. XI. An analysis of the factors underlying specialization of parasitism, with special reference to the fungi *Botrytis alii* (Münn.) and *Monilia fructigena* (Pers.). Annals of Botany, vol. 34, стр. 469—493.

Weiss F. and R. B. Harvey. 1921. Catalase, hydrogen-ion concentration and growth in the potato wart disease. Journal of Agricultural Research, vol. 5, стр. 589—592.

Wellensiek S. 1927. The nature of resistance in *Zea mays* L. to *Puccinia sorghi* Schw. Phytopathology, vol. 17, стр. 815—825.

Особенное внимание автор уделяет гипотезе, объясняющей иммунитет «истощением паразита».

Zimmermann A. 1925—1927. Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. 1. Die Erysiphaceen. Zentralblatt für Bakteriologie, Abt. 2, Bd. 63, стр. 106—124. 2. Die Uredineen. Ibid., Bd. 65, стр. 311—418. 3. Sclerotinia, Monilia und Botrytis. Ibid. Bd. 69, стр. 352—425; Bd. 70, стр. 51—86, 261—313, 411—436.

Специализация паразитов по видам и сортам растений. Физиологические (биологические) расы и формообразование у паразитов

(Вавилов Н. И.) Vavilov N. I. 1914. Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplified in cereals. Journal of Genetics, vol. 4, № 1, стр. 49—65.

Гешеле Э. Э. 1927. Головневые окрестностей Синельникова. Матер. по микологии и фитопатологии, т. 6, вып. 1, стр. 92—95.

Мурашкинский К. Е. 1928. Влияние различных источников спор *Tilletia tritici* и *T. levis* на поражаемость пшеницы мокрой головней. Тр. Сиб. инст. сельск. хоз. и лесоводства, т. 9, вып. 4, стр. 3—9.

(Русаков Л. Ф.) Russakow L. F. 1925. Massenhafter Befall von Winterroggen durch *Puccinia coronifera* Kleb. im Herbst 1924. Angewandte Botanik, Bd. 7, стр. 262—266.

Сообщение о сильном развитии *Puccinia coronifera* на ржи в районе Каменной Степи ЦЧО.

Ячевский А. А. 1927. К вопросу о видообразовании у грибов. Матер. по микологии и фитопатологии, т. 6, вып. 1, стр. 239—294.

Aamodt O. S. 1931. Varietal trials, physiologic specialization and breeding spring wheats for resistance to *Tilletia tritici* and *T. levis*. Canadian Journal of Research, vol. 5, стр. 501—528.

Allen R. F. 1930. A cytological study of heterothallism in *Puccinia graminis*. Journal of Agricultural Research, vol. 40, стр. 585—614.

Allen R. F. 1931. Heterothallism in *Puccinia triticina*. Science, vol. 74, N. S., стр. 462—463.

Allison C. und K. Isenbeck. 1930. Biologische Spezialisierung von *Pucc. glumarum tritici* Erikss. et Henn. Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 2, стр. 87—98.

Arthur J. C. 1929. The plant rusts. N. Y.

Bodenheimer F. S. 1925. Über die Ausnutzung des durch Pflanzenneuinführungen entstandenen freien Nahrungsraums durch einheimische Insekten. Biologisches Zentralblatt, Bd. 44, стр. 671—675.

Brierly W. B. 1931. Biological races in fungi and their significance in evolution. Annals of Applied Biology, vol. 18, стр. 420—434.

Christensen J. J. 1925. Physiologic specialization and mutation in *Helminthosporium sativum*. Phytopathology, vol. 15, стр. 785—795.

Craigie J. H. 1927. Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi. Nature, vol. 120, стр. 765—767.

Craigie J. H. 1927. Experiments in sex in rust fungi. Nature, vol. 120, стр. 116—117.

Craigie J. H. 1928. On the occurrence of pycnia and aecia in certain rust fungi. Phytopathology, vol. 18, стр. 1005—1015.

Craigie J. H. 1931. On experimental investigation of sex in the rust fungi. Phytopathology, vol. 21, стр. 1001—1040.

Dodoff D. N. 1931. Physiological forms of leaf rust of wheat (*Puccinia triticina* Erikss.) in Bulgaria. Zemledelska Misal (Agricultural Thought), Sofia, vol. 2, стр. 1—24.

Faris J. A. 1924. Physiologic specialization of *Ustilago hordei*. Phytopathology, vol. 14, стр. 537—557.

Flor H. H. 1932. Heterothallism and hybridization in *Tilletia tritici* and *T. levis*. Journal of Agricultural Research, vol. 44, стр. 49—58.

Gaines E. F. 1928. New physiological forms of *Tilletia tritici*. Phytopathology, vol. 18, стр. 579—588.

Gaines E. F. and F. G. Stevenson. 1923. Occurrence of bunt in rye. Phytopathology, vol. 13, стр. 210—216.

Gassner G. und W. Straib. 1931. Untersuchungen zur Frage der biologischen Spezialisierung des Weizengelbrostes. Züchter, Jg. 3, стр. 229—240.

Gassner G. und W. Straib. 1932. Die Bestimmung der biologischen Rassen des Weizengelbrostes, *Puccinia glumarum* f. spec. *tritici* (Schmidt) Erikss. u. Henn. Arbeiten aus d. Biologischen Reichsanstalt, Bd. 20, стр. 141—163.

Gassner G. und W. Straib. 1934. Untersuchungen über das Auftreten biologischer Rassen des Weizengelbrostes im Jahre 1932. Arbeiten aus d. Biologischen Reichsanstalt, Bd. 21, стр. 59—72.

Cäumann E. 1926. Über die Spezialisierung des falschen Mehltaus (*Peronospora brassicae*) auf dem Kohl und seinen Verwandten. Landwirtschaftliches Jahrbuch d. Schweiz, Bd. 40, стр. 463—468.

Grevel F. K. 1930. Untersuchungen über das Vorhandensein biologischer Rassen des Flugbrandes des Weizens (*Ustilago tritici*). Dissertation. Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 2, стр. 209—233.

Henry A. W. 1928. Reaction of *Linum* species of various chromosome numbers to rust and powdery mildew. Scientific Agriculture, vol. 8, стр. 460—461. (Также см.: Phytopathology, vol. 18, стр. 478).

Holton C. S. 1930. A probable explanation of recent epidemics of bunt in durum wheats. Phytopathology, vol. 20, стр. 353—357.
Holton C. S. 1931. Hybridization and segregation in the oat smuts. Phytopathology, vol. 21, стр. 835—842.
Hungerford C. W. and C. E. Owens. 1923. Specialized varieties of *Puccinia glumarum* and hosts for variety tritici. Journal of Agricultural Research, vol. 25.
Johnson T., M. Newton and A. M. Brown. 1932. Hybridization of *Puccinia graminis tritici* with *P. graminis secalis* and *P. graminis agrostis*. Scientific Agriculture, vol. 13, стр. 141—153.
Johnson T., M. Newton and A. M. Brown. 1934. Further studies on the inheritance of spore colour and pathogenicity in crosses between physiologic forms of *Puccinia graminis tritici*. Scientific Agriculture, vol. 14, стр. 360—373.
Johnston C. O. and E. B. Mains. 1932. Studies on physiologic specialization in *Puccinia triticina*. U. S. Department of Agriculture, Technical Bull. 313, стр. 1—22.
Köhler E. 1930. Die Immunitätsfrage im Lichte neuer Forschung. Mitteilungen d. Deutschen Landwirtschafts-Geselschaft, Bd. 45, стр. 687—689, 709—711.
Mains E. B. 1930. Host specialization of barley leaf rust, *Puccinia anomala*. Phytopathology, vol. 20, стр. 873—882.
Mains E. B. and S. M. Dietz. 1930. Physiologic forms of barley mildew, *Erysiphe graminis hordei*. Phytopathology, vol. 20, стр. 229—239.
Mitra M. 1931. Saltation in the genus *Helminthosporium*. Transactions of the British Mycological Society, vol. 16, стр. 115—127.
Müller K. O. 1933. Über die Biothypen von *Phytophtora infestans* und ihre geographische Verbreitung in Deutschland. Vorläufige Mitteilung. Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst, Jg. 13, стр. 91—92.
Newton M. and T. Johnson. 1932. Studies in cereal diseases. VIII. Specialization and hybridization of wheat stem rust, *Puccinia graminis tritici*, in Canada. Canada Department of Agriculture, Bull. 160, N. S., Ottawa, стр. 1—60.
Radulescu E. 1932. Zur physiologischen Spezialisierung des Weizenbraunrostes (*Puccinia triticina* Erikss.). Kühn-Archiv, Bd. 33, стр. 193—206.
Reddick D. 1928. Blight-resistant potatoes. Phytopathology, vol. 18, стр. 483—502.
Reddick D. and W. Crosier. 1933. Biologic specialization in *Phytophtora infestans*. American Potato Journal, vol. 10, стр. 129—134.
Reed G. M. 1924. Physiologic races of oat smuts. American Journal of Botany, vol. 11, стр. 483—492.
Reed G. M. 1928. Physiological races of bunt of wheat. American Journal of Botany, vol. 15, стр. 157—170.
Rodenhiser H. A. 1928. Physiologic specialization in some cereal smuts. Phytopathology, vol. 18, стр. 955—1903.
Rodenhiser H. A. and E. C. Stakman. 1927. Physiologic specialization in *Tilletia levis* and *Tilletia tritici*. Phytopathology, vol. 17, стр. 247—253.
Roemer T. 1928. Gibt es biologische Typen vom Steinbrand (*Tilletia tritici*) des Weizens? Kühn-Archiv, Bd. 19, стр. 1—10.
Schick R. 1932. Über das Verhalten von *Solanum demissum*, *Solanum tuberosum* und ihren Bastarden gegenüber verschiedenen Herkünften von *Phytophtora infestans*. Züchter, Jg. 4, стр. 233—237.
Stakman E. C. 1914. A study in cereal rusts. Physiological races. Minnesota Agricultural Experiment Station, Bull. 138, стр. 1—56.
Stakman E. C. 1927. Racial specialization in plant fungi. В кн.: Plant pathology and physiology in relation to man, Philadelphia a. London, 1927, стр. 95—150.

Stakman E. C. 1929a. Physiologic specialization in plant pathogenic fungi. Leopoldina (Halle), Bd. 4, стр. 263—289.

С обширной библиографией в 146 названий по специализации паразитов.

Stakman E. C. 1926b. Physiologic specialization in pathogenic fungi. В кн.: International Congress of Plant Sciences (Ithaca, N. Y., 1926), Menasha, Wisc., 1929, vol. 2. стр. 1312—1330.

Дан обстоятельный очерк современного состояния учения о специализации и библиографический перечень (90 названий).

Stakman E. C., M. N. Levine and R. U. Cotter. 1930. Origin of physiologic forms of *Puccinia graminis* through hybridization and mutation. Scientific Agriculture, vol. 10, стр. 707—719.

Stakman E. C., M. N. Levine and J. M. Wallace. 1925. The value of physiologic-form surveys in the study of the epidemiology of stem rust. Phytopathology, vol. 19, стр. 951—959.

Stakman E. C. and F. J. Piemeisel. 1917. Biologic forms of *Puccinia graminis* on cereals and grasses. Journal of Agricultural Research, vol. 10, стр. 429—495.

Straib W. 1933. Ueber Gelbrostanfälligkeit und Resistenz in den verschiedenen *Triticum*-Reihen. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, Bd. 18, H. 2—3.

Tscholakow J. W. 1931. Ein Beitrag zur physiologischen Spezialisierung des Weizenbraunrostes. *Puccinia triticina* Erikss. Arbeiten aus d. Biologischen Reichsanstalt. Bd. 19, стр. 407—411.

Valleau W. D. 1915. Varietal resistance of plums to brown-rot. Journal of Agricultural Research, vol. 5, стр. 365—395.

Ward H. M. 1902. On the question of «predisposition» and «immunity» in plants. Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, vol. 11, стр. 307—328.

Wilhelm P. 1931. Studien zur Spezialisierungsweise des Weizengelbrostes, *Puccinia glumarum* (Schmidt) Erikss. et Henn., und zur Keimungsphysiologie seiner Uredosporen. Arbeiten aus d. Biologischen Reichsanstalt, Bd. 19, стр. 95—133.

Среда и иммунитет

Fischer E. and E. Gäumann. 1929. Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. G. Fischer, Jena, стр. XI + 428.

Здесь, а также в следующих статьях Циммермана дана наилучшая сводка по этому вопросу.

Zimmermann A. 1925—1927. Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze, 1. Die Erysiphaceen. Zentralblatt für Bakteriologie, Abt. 2, Bd. 63, стр. 106—124. 2. Die Uredineen. Ibid., Bd. 65, стр. 311—418. 3. Sclerotinia, Monilia und Botrytis. Ibid., Bd. 69, стр. 352—425; Bd. 70, стр. 51—86, 261—313, 411—436.

Немлиенко Ф. 1932. К вопросу о борьбе с твердой головней при яровизации пшеницы. Бюлл. яровизации, № 2/3, стр. 81—86.

Bartholomew L. K. and E. S. Jones. 1923. Relation of certain soil factors to the infection of oats by loose smut. Journal of Agricultural Research, vol. 24, стр. 569—576.

Briggs F. N. 1929. Factors which modify the resistance of wheat to bunt, *Tilletia tritici*. Hilgardia, vol. 4, стр. 175—184.

Bruk E. 1923. Zur Steinbrandbekämpfung des Weizens. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Bd. 33, стр. 192—240.
Caspar R. 1926. Über den Einfluss äusserer Faktoren auf den Steinbrandbefall des Weizens. Kühn-Archiv, Bd. 12, стр. 205—256.
Chupp C. 1928. Club root in relation to soil alkalinity. Phytopathology, vol. 18, стр. 301—306.
Dickson J. G. 1925. The relation of plant physiology and chemistry to the study of disease resistance in plants. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 17, стр. 676—695.
Dickson J. G. and J. R. Holbert. 1926. The influence of temperature upon the metabolism and expression of disease resistance in selfed ines of corn. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 18, стр. 314—322.
Faris J. A. 1924. Factors influencing the infection of wheat by *Tilletia tritici* and *T. levis*. Brooklyn Botanical Garden, Contribution 41, 259—282. (Также см.: Mycologia, vol. 16, стр. 259—282).
Faris J. A. and G. M. Reed. 1925. Modes of infection of sorghums by loose kernel smut. Mycologia, vol. 17, стр. 51—67.
Gassner G. 1916. Untersuchungen über die Abhängigkeit des Auftretens des Getreiderostes vom Entwicklungszustand der Nährpflanze. Zentralblatt für Bakteriologie, Abt. 2, Bd. 44, стр. 512—617.
Gassner G. 1932. Über Verschiebungen der Rostresistenz während der Entwicklung der Getreidepflanzen. Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 4, стр. 549—596.
Gassner G. und G. O. Appel. 1927. Untersuchungen über die Infektionsbedingungen der Getreiderostpilze. Arbeiten aus d. Biologischen Reichsanstalt, Bd. 15, стр. 417—436.
Gassner G. und K. Hassebrauk. 1933. Über die Beeinflussung der Rostanfälligkeit durch Eintauchen geimpfter Blätter in Lösungen von Mineralsalzen und anderen Stoffen. Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 5, стр. 323—342.
Gassner G. und W. Straib. 1928. Untersuchungen über die Infektionsbedingungen von *Puccinia glumarum* und *Puccinia graminis*. Arbeiten aus d. Biologischen Reichsanstalt, Bd. 16, стр. 609—629.
Hart H. 1926. Factors influencing the development of flax rust. Phytopathology, vol. 16, стр. 185—205.
Howard A. 1921. The influence of soil factors on disease resistance. Annals of Applied Biology, vol. 6, стр. 373—389.
Johnson T. 1931. Studies on cereal diseases. VI. A study of the effect of environmental factors on the variability of physiologic forms of *Puccinia graminis tritici* Erikss. et Henn. Canada Department of Agriculture, Bulletin 140, N. S., стр. 1—76.
Mains E. B. 1917. The relation of some rusts to the physiology of their hosts. American Journal of Botany, vol. 4, стр. 179—220.
Melhus I. E. 1911. Experiments on spore germination and infection in certain species of *Oomycetes*. Wisconsin Agricultural Experiment Station, Research Bull. 15, стр. 1—91.
Reed G. M. and J. A. Faris. 1924. Influence of environmental factors on the infection of sorghums and oats by smut. American Journal of Botany. vol. 11, стр. 518—534, 579—599.
Sieffert J. 1926. Künstliche Blüteninfektion zur Untersuchung der Empfänglichkeit verschiedener Gerstensorten für *Ustilago hordei nuda* und der Einfluss äusserer Bedingungen auf die Höhe des Brandprozentes. Kühn-Archiv, Bd. 12, стр. 423—515.

Многие голозерные шестирядные ячмени оказались устойчивыми к этой головне. Двурядные голозерные оказались пораженными.

Smith W. K. 1932. The effect of different temperatures on the reaction of Hope wheat to bunt. Phytopathology, vol. 22, стр. 615—627.

Spinks C. T. 1913. Factors affecting susceptibility to disease in plants. Jorunal of Agricultural Science, vol. 5, стр. 231—247.

Tapke Y. F. 1931. Influence of humidity on floral infection of wheat and barley by loose smut. Journal of Agricultural Research, vol. 43, стр. 503—516.

Генетика иммунитета*

Biffen R. H. 1907. Studies in the inheritance of disease-resistance, I. Journal of Agricultural Science, vol. II, part 2, стр. 109—128.

Biffen R. H. 1912. Studies in the inheritance of disease-resistance, II. Journal of Agricultural Science, vol. IV, part 4, стр. 421—429.

Briggs F. N. 1930. Inheritance of resistance to bunt *Tilletia tritici*, in White Odessa wheat. Journal of Agricultural Research, vol. 40, стр. 353—359.

Briggs F. N. 1934. Inheritance of resistance to bunt *Tilletia tritici*, in Sherman and Oro wheat hybrids. Genetics, vol. 19, стр. 73—82.

Burham C. R. 1932. The inheritance of *Fusarium* wilt resistance in flax. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 24, стр. 734—748.

Dietz S. M. and H. C. Murphy. 1930. Inheritance of resistance to *Erysiphe graminis hordei*, p. f. IV (Abstract). Phytopathology, vol. 20, стр. 119.

Gordon W. L. 1930. Effect of temperature on host reactions to physiologic forms of *Puccinia graminis avenae* Erikss. et Henn. Scientific Agriculture, vol. 11, стр. 95—103.

Hansen H. P. 1934. Inheritance of resistance to plant diseases caused by fungi, bacteria and vira. A collective review with a bibliography. Kongelige Veterinaer- og Landbohøjskole (København), Aarsskrift 1934, стр. 1—74.

Критическая сводка по генетике иммунитета с обширной библиографией. Весь материал критически проработан автором и представлен сводными таблицами.

Harrington J. B. 1730. The relationship between morphologic characters and rust resistance in a cross between emmer (*Triticum dicoccum*) and common wheat (*Triticum vulgare*). Canadian Journal of Research, vol. 2, стр. 295—311.

Harrington J. B. 1931. The effect of temperature on the expression of factors governing rust reactions in a cross between varieties of *Triticum vulgare*. Canadian Journal of Research, vol. 5, стр. 200—207.

Hayes H. K. 1930. Inheritance of disease resistance in plants. American Naturalist, vol. 64, стр. 15—36.

Henry A. W. 1730. Inheritance of immunity from flax rust. Phytopathology, vol. 20, стр. 707—721.

Honecker L. 1934. Uber die Modifizierbarkeit des Befalles und das Auftreten verschiedener physiologischer Formen beim Mehltau der Gerste, *Erysiphe graminis hordei* Marchal. Zeitschrift für Züchtung, Reihe A, Bd. 12, стр. 577—602.

Kobel F. 1929. Die zytologischen und genetischen Voraussetzungen für die Immunitätszüchtung der Rede. Züchter, Jg. 1, стр. 197—202.

MacFadden E. S. 1930. A successful transfer of emmer characters to vulgare wheat. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 22, стр. 1020—1034.

* Лучшие существующие сводки составлены Гансеном (Hansen, 1934) и Матсуурой (Matsuura, 1933) (см. выше раздел «Библиография по иммунитету растений»). С них надо начинать ориентировку в генетике иммунитета.

MacRostie G. P. 1921. Inheritance of disease resistance in the common bean. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 13, стр. 15—32.
Matsuura H. 1933. A bibliographical monograph on plant genetics (genic analysis) 1900—1929. 2-d edit., rev. and enlarged. Sapporo, Hokkaido Imperial University, стр. XX + 787.

Исключительно ценная сводка по генетике растений. Здесь приведена библиография всей важнейшей литературы по генетике иммунитета и даны рефераты большинства работ по иммунитету на 1929 г.

Nahmmacher J. 1932. Beiträge zur Immunitätszüchtung der Gertse gegen *Ustilago nuda* forma sp. *hordei*. Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 4, стр. 597—630.

См. указания на устойчивость шестирядных голозерных разновидностей.

Neatby K. W. 1931. Factor relations in wheat for resistance to groups of physiologic forms of *Puccinia graminis tritici*. Scientific Agriculture, vol. 12, стр. 130—154.
Neatby K. W. 1933. The type of infection of wheat seedings by *Puccinia graminis tritici* in the greenhouse as a measure of the percentage infection in the field. Scientific Agriculture, vol. 13, стр. 625—635.
Nilsson-Ehle H. 1908. Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hager und Weizen. Botaniska Notiser, H. 6, стр. 288—289.
Nilsson-Ehle H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen, I. Lunds Universitets Arsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 5, № 2, стр. 1—122.
Nilsson-Ehle H. 1911. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. 2. Kap. III. Resistenz gegen Gelbrost beim Weizen. Lunds Universitets Arsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 7, № 6, стр. 57—82.
Rosenstiel K. von. 1929. Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit von Haferarten und sorten gegen Haferflugbrand [Ust. avenae (Pers.) Jens.] und ihre Vererbung. Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 1, стр. 317—355.

Из этой работы видно, что характеристика определенных сортов и видов овса совпадает в разных странах в отношении головни.

Rudorf W. 1930. Aspectos genéticos del problema de la inmunidad en las plantas cultivadas. Republica Argentina, Ministerio de Agricultura, Seccion Propaganda e Informes, № 799, стр. 1—6.
Rudorf W. 1933. Investigaciones sobre immunidad en Trigo. Universidad Nacional de la Plata, Buenos Aires, стр. 1—119.
Sax K. 1923. The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrids. Genetics, vol. 8, стр. 301—321.
Schreiber F. 1933. Resistenz-Züchtung bei Buschbohnen. Kühn-Archiv, Bd. 38, стр. 287—292.
Sengbusch R. von und N. Loschakowa-Hasenbusch. 1932. Immunitätszüchtung bei Tomaten. Vorläufige Mitteilung über die Züchtung gegen die Braunfleckenkrankheit (Clasosporium fulvum Cooke) resistenter Sorten. Züchter, Jg. 4, стр. 257—264.
Stevenson F. J. 1930. Genetic characters in relation to chromosome numbers in a wheat species cross. Journal of Agricultural Research, vol. 41, стр. 161—179.
Thompson W. P. 1925. The correlation of characters in hybrids of *Triticum durum* and *T. vulgare*. Genetics, vol. 10, стр. 285—304.
Tisdale W. H. 1917. Flax wilt: A study of the nature and inheritance of wilt resistance (*Fusarium lini*). Journal of Agricultural Research, vol. 11, стр. 573—606.

Tochinai Y. and H. Kihara. 1927. Studies on the correlation between morphological characters, chromosome number and resistance to *Puccinia triticina* in pentaploid bastards of wheat. Journal of the College of Agriculture, Hokkaido Imperial University, vol. 17, стр. 133—161.

Распределение иммунитета по сортам и селекция на иммунитет к грибным, бактериальным и вирусным заболеваниям, а также к заразихе

Батыренко В. Г. 1925. Сорта яровой пшеницы в отношении их поражаемости гессенской и шведской мухами. Всеукраинское общ. семеноводства, Бюлл. 9, стр. 1—12.

Борггард А. И. 1927. Исследование явления устойчивости яровых пшениц в отношении грибка *Tilletia tritici* Winter. Сельскохозяйств. опытное дело, № 1, стр. 1—8.

Вавилов Н. И. 1913. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов. Тр. Селекц. станции при Московском с.-х. институте, вып. 1, стр. 1—110.

Крачевский. 1934. Вирусные болезни томата в Крыму и на Украине. Под ред. В. Л. Рыжкова. Симферополь.

Жданов Л. А. 1930. Результаты работ по селекции подсолнечника на устойчивость к «злой» заразихе. Маслобойно-жировое дело, № 4/5, стр. 70—84.

Плачек Е. М. Иммунитет подсолнечника к поражению заразихой *Orobanche cumana*. Изв. Саратовской обл. с.-х. опытной станции, т. 3, вып. 1—2, стр. 65—82.

Русаков Л. Ф. 1929. Опыт группировки озимых пшениц по поражаемости их бурой ржавчиной. Болезни растений, т. 18, № 1/2, стр. 54—65.

Стебут А. И. 1916. Подсолнечник и заразиха. Сборник статей, посвященный К. А. Тимирязеву, М., стр. 59—79.

Щеголев В. Н., А. В. Знаменский, Г. Я. Бей-Биенко. 1934. Насекомые, вредящие полевым культурам. ВАСХНИЛ, Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений. Гос. издат. колхозной и совхозной литературы, М.—Л., 464 стр.

Щербина В. И. 1931. Селекция подсолнечника на иммунитет к заразихе расы Б. Маслобойно-жировое дело, № 4/5, стр. 73—78.

Aamodt O. S. 1931. Varietal trials, physiologic specialization and breeding spring wheats for resistance to *Tilletia tritici* und *T. levis*. Canadian Journal of Research, vol. 5, стр. 501—528.

Becker H. 1933. Zur Immunitätszüchtung des Weizens gegen *Puccinia glumarum* und *Puccinia triticina*. Kühn-Archiv, Bd. 38, стр. 293—305.

Bormans P. 1932. L'orientation à donner aux travaux des sélections en vue de créer des variétés résistantes aux maladies. Ligue Nationale de Lutte contre les Ennemis des Cultures.

Briggs F. N. 1930. Breeding wheats resistant to rust by the back-cross method. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 22, стр. 239—244.

Calniceanu C. 1933. Beiträge zur Resistenzzüchtung gegen *Puccinia triticina* Erikss. Kühn-Archiv, Bd. 37, стр. 59—90.

Из этой работы хорошо видно, что филогеническая дифференциация видов пшениц в целом совпадает с различиями их по отношению к отдельным физиологическим расам бурой ржавчины.

Clark J. A., J. H. Martin and E. C. Stakman. 1926. Relative susceptibility of spring-wheat varieties to stemrust. U. S. Department of Agriculture, Circular 365, стр. 1—18.

E s a u K. 1930. Studies in breeding sugar beets for resistance to curly top. Hilgardia, vol. 4, стр. 415—440.

G a i n e s E. F. 1925. Resistance to covered smut in varieties and hybrids of oats. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 17, стр. 775—789.

G a i n e s E. F. and W. K. S m i t h. 1933. Reaction of varieties and hybrids of wheat to physiologic forms of bunt. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 25, стр. 273—284.

G a r b e r R. J. and K. S. Q u i s e n b e r r y. 1925. Breeding corn for resistance to smut (*Ustilago zeae*). Journal of the American Society of Agronomy, vol. 17, стр. 132—140.

G a u d i n e a u M. 1932. Sur quelques facteurs de l'infection du blé par la carie, *Tilletia tritici* (Bjerk) Wint. Annales des Epiphyties, 18 année, стр. 340—355.

G o u l d e n C. H. 1929. Breeding rust resistant varieties of wheat. Fundamental aspects of the problem. Scientific Agriculture, vol. 10, стр. 258—267.

G o u l d e n C. H. and K. W. N e a t b y. 1931. Breeding rust-resistant varieties of spring wheat. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 23, стр. 859—870.

G o u l d e n C. H., M. N e w t o n and A. M. B r o w n. 1930. The reaction of wheat varieties at two stages of maturity to 16 physiological forms of *Puccinia graminis tritici*. Scientific Agriculture, vol. 11, стр. 9—25.

H a y e s H. K. 1929. Breeding disease resistant varieties of crop plants. В кн.: International Congress of Plant Sciences (Ithaca, N. Y., 1926), vol. 1, стр. 137—148.

H a y e s H. K., E. C. S t a k m a n. F. G r e f f e e and J. J. C h r i s t e n s e n. 1924. Reaction of selfed lines of maize to Ustilago zeae. Phytopathology, vol. 14, стр. 268—280.

H e n r y A. W. 1926. Flax rust and its control. Minnesota Agricultural Experiment Station, Technical Bull. 36, стр. 1—20.

H o l b e r t J. R. and J. C. D i c k s o n. 1929. The development of disease-resistant strains of corn. В кн.: Proceedings of the International Congress of Plant Sciences (Ithaca, N. Y., 1926), vol. 1, стр. 155—159.

H o n e c k e r L. 1931. Beiträge zum Mehltauproblem bei der Gerste mit besonderer Berücksichtigung der rüchterischen Seite. Pflanzenbau, Pflanzenschutz, Pflanzenzucht, Bd. 8, стр. 78—84, 89—106.

H u b e r t K. 1931. Beiträge zur Züchtung rostresistenter Weizen. Zeitschrift für Züchtung, Reihe A, Bd. 18, стр. 19—52.

H u s f e l d B. 1932. Über die Züchtung plasmoparawiderstandsfähiger Reben. Gartenbauwissenschaft, Bd. 7, стр. 15—92.

Здесь дана обстоятельная мировая библиография по селекции на устойчивость винограда к милдью.

I m m e r F. R. 1927. The inheritance of reaction to *Ustilago zeae* in maize. Minnesota Agricultural Experiment Station, Technical Bull. 51, стр. 1—62.

I s e n b e c k K. 1930. Untersuchungen über *Helminthosporium gramineum* Rabb, im Rahmen der Immunitätszüchtung. Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 2, стр. 503—555.

Из этой работы видно, что голозерные ячмени отличаются как группа иммунитета к *Helminthosporium gramineum*.

J o n e s L. R. 1918. Disease resistance in cabbage. Proceedings of the National Academy of Sciences, vol. 4, стр. 42—46.

J o n e s L. R. and J. C. G i l m a n. 1915. The control of cabbage yellows through disease resistance. Wisconsin Agricultural Exper. Station. Research Bull. 38, стр. 1—70.

Kirchner O. 1906. Über die Empfänglichkeit verschiedener Weizesorten für die Steinbrandkrankheiten. Fühling's landwirtschaftliche Zeitung, Jg. 55, стр. 781—794.

Kirchner O. 1921. Die Grundlagen der Immunitätszüchtung. Jahrbuch d. Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft, Bd. 36, стр. 267—294.

Köhler E. 1927. Methodische Bemerkungen zum Infektionsverfahren nach Spieckermann. (Prüfung von Kartoffelsorten auf Krebsverhalten). Fortschritte d. Landwirtschaft, Jg. 2, стр. 115—118.

Mains E. B. and M. L. Martini. 1932. Susceptibility of barley to leaf rust (*Puccinia anomala*) and to powdery mildew (*Erysiphe graminis hordei*). U. S. Department of Agriculture, Technical Bull. 295, стр. 1—34.

Melchers L. E. and J. H. Parker. 1922. Rust resistance in winter wheat varieties. U. S. Department of Agriculture, Bull. 1046, стр. 1—32.

Moldenhauer J. 1927. Untersuchungen über die Empfänglichkeit der Wild- und Kulturformen für *Ustilago avenae*, mit besonderer Berücksichtigung des Infektionsvorganges. Kühn-Archiv, Bd. 15, стр. 349—409.

Molz E. 1927. Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, Bd. 5, стр. 121—244.

Moore B. 1932. The genetics of *Ustilago zeae*. Phytopathology, vol. 22, стр. 20.

Müller K. O. 1932. Über die Erzeugung krankheitsresistenter Pflanzenrassen. Pflanzenbau, Pflanzenschutz, Pflanzenzucht, Jg. 8, стр. 265—271.

Особенно ценные указания приведены по методике селекции картофеля.

Nicolaisen W. 1934. Die Grundlagen der Immunitätszüchtung gegen *Ustilago avenae* (Pers.) Jens. Zeitschrift für Züchtung, Reihe A, Bd. 19, стр. 1—56.

Nieves R. 1931. Resistencia comparativa a la *Tilletia levis* Kühn del trigo en la Argentina. Phytopathology, vol. 21, стр. 705—727.

Orton W. A. 1913. The development of disease resistant varieties of plants. В кн.: Conférence Internationale de Génétique, 4-me (Paris, 1911). Comptes Rendus et Rapports, Paris, 1913, стр. 247—265.

Orton W. A. 1918. Breeding for disease resistance in plants. American Journal of Botany, vol. 5, стр. 279—283.

Painter R. H., S. C. Salmon and J. H. Parker. 1931. Resistance of varieties of winter wheat to hessian fly. Kansas Agricultural Experiment Station, Technical Bull. 27, стр. 1—58.

Piekenbrock P. 1927. Untersuchungen über das Verhalten des *Ustilago tritici* an Sorten und Kreuzungen. Kühn-Archiv, Bd. 15, стр. 411—456.

Radulescu E. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Feldresistenz des Weizens gegen *Puccinia glumarum tritici*. Planta, Bd. 29, стр. 244—286.

Reddick D. 1928. Building up resistance to diseases in beans. Cornell Agricultural Experiment Station, Memoir 114, стр. 1—15.

Reed G. M. 1920. Varietal resistance and susceptibility of oats to powdery mildew crown rust and smuts. Missouri Agricultural Experiment Station. Research Bulletin 57, стр. 1—41.

Reed G. M. 1924. Varietal susceptibillity of wheat to *Tilletia levis* (Kühn). Phytopathology, vol. 14, стр. 437—450.

Reed G. M., M. A. Griffiths and F. N. Briggs. 1925. Varietal susceptibillity of oats to loose and covered smuts. U. S. Department of Agriculture, Bull. 1275, стр. 1—39.

Обстоятельная литературная сводка и данные опытов с многочисленными видами и сортами овса в отношении *Ustilago avenae* и *U. levis*.

Roemer T. 1933. Immunitätszüchtung. Eine zusammenfassende Darstellung 14-jähriger Arbeiten aus dem Gebiete der Biologie (1920—1933). Flora, N. F., Bd. 28, стр. 145—196.

Rudorf G., M. M. Job y K. von Rosenstiel. 1933. Investigationes sobre inmunidad en trigo. Buenos Aires, Talleres Graficos Federico Rossi, стр. 1—119. (Istituto Fitotecn. de Santa Catalina).

Rudorf W. 1929. Beiträge zur Immunitätszüchtung gegen *Puccinia glumarum tritici* (Streifenrost des Weizens). Phytopathologische Zeitschrift, Bd. 1, стр. 465—525.

Sampson K. 1929. The biology of the smuts. II. Varietal resistance. Annals of Applied Biology, vol. 16, стр. 65—85.

Schattenberg H. 1934. Untersuchungen über das Verhalten von Sorten, Kreuzungsnachkommenschaften und Kreuzpopulationen gegenüber verschiedenen Herkünften von Haferflugbranden. Kühn-Archiv, Bd. 37, стр. 411—449.

Stanton T. R., H. C. Murphy, F. A. Coffman and H. B. Humphrey. 1934. Development of oats resistant to smuts and rusts. Phytopathology, vol. 24, стр. 165—167.

Straib W. 1933. Über Gelbrostanfälligkeit und resistenz in den verschiedenen *Triticum*-Reihen. Zeitschrift für Züchtung, Reihe A, Bd. 18, стр. 223—238.

Ternovsky M. 1934. Die Fragen der Immunität bei Vertretern der Gattung *Nicotiana*. Züchter, Jg. 6, стр. 140—144.

Welsh J. N. 1931. The inheritance of stem rust and smut reaction and lemma colour in oats. Scientific Agriculture, vol. 12, стр. 209—242.

Здесь даны краткая литературная сводка данных по иммунитету овса к ржавчине и головне и библиография (50 названий).

Сортовая устойчивость растений к повреждению насекомыми

Батыренко В. Г. 1924. Сорта яровой пшеницы. Предварительный отчет по сортоиспытанию яровых пшениц в 1923 г. в сети Всеукраинского общества семеноводства. Всеукр. общество семеноводства, Бюлл. 5, стр. 1—30.

Здесь приведены данные по устойчивости пшениц к шведской и гессенской мухам.

Гроссгейм Н. А. 1934. Повреждаемость плодовых деревьев в зависимости от сорта. (Методика изучения вопроса). Сборник по защите плодовых насаждений от вредителей и болезней. Тр. Научно-исслед. инст. южного плодового и ягодного хозяйства, вып. 26, стр. 80—120.

Знойко Д. В. 1927. Наблюдения над откладкой яиц гессенской мушкой (Phytophage destructor Say) в 1926—27 годах. Одеська крайова сільскогосподарча досвідна станція, Відділ єнтомологічний, Отчет за 1926 г., стр. 36—48.

Знойко Д. В. и А. Кириченко. 1927. Обзор вредителей полеводства Одесской области в 1926 году. Одеська крайова сільскогосподарча досвідна станція, Відділ єнтомологічний, Отчет за 1926 г., стр. 5—35.

Кораб И. И. 1927. О горохе и гороховой зерновке. Тр. Белоцерковской селекц. станции, т. 2, вып. 4, стр. 83—126.

Краснюк П. И. 1929. Материалы к изучению вопроса о повреждаемости горохов зерновкой — Bruchus pisorum. Тр. Млеевской опытной станции, Энтомологический отдел, вып. 18, стр. 1—26.

Лебедев В. А. 1924. О мерах борьбы с огородными блошками из рода Phyllotreta и о влиянии последних на рост и урожайность растений. Защита растений, т. 1, № 3/5, стр. 131—138.

Любищев А. А. 1933. Продвижение пшеницы. Роль энтомологии. Сборник ВИЗР, № 7, стр. 16—21.

Приведены интересные данные об отношении различных хлебных злаков к шведской мухе в разных странах и районах.

Мордвилко А. К. 1924. Кровяная тля. «Новая Деревня», М., стр. 1—110.
Имеются указания об устойчивости сортов яблони.

Невский В. П. 1925. Материалы по биологии кровяной яблоневой тли Eriosoma lanigerum Hausm. и борьба с ней в Туркестане. Среднеаз. станция защиты растений, Ташкент, стр. 1—97.

Парфентьев А. И. 1924. О невосприимчивости некоторых сортов плодовых деревьев к вредным насекомым. Тр. 4-го Всеросс. энтомо-фитопатологического съезда, Л., стр. 116—134.

Рихтер А. А. 1930. Поражаемость плодожоркой различных сортов яблок в связи с биолого-морфологическими особенностями сортов. Вiсник садiвництва, виноградництва та городництва, год издания 6-й.

Сахаров Н. Л. 1923. Причины устойчивости некоторых пшеничных форм по отношению поражаемости их яровой мухой (Adia genetalis Schrabl.). Журнал опытн. агрономии Юго-Востока, т. 2, вып. 1.

Сахаров Н. Л. 1925. Подсолнечная моль в связи с культурой панцирного подсолнечника. «Новая Деревня», М., стр. 1—82.

Обстоятельно разобран вопрос об иммунитете панцирного подсолнечника к моли и даны рисунки — анатомические разрезы разных типов семянок.

Сахаров Н. Л., В. А. Мегалов, О. А. Пилюгина. 1925. Отчет о работах Отдела энтомологии с 1920 по 1925 г. Саратовская областная сельскохозяйственная опытная станция, стр. 1—31.

В этом отчете имеется много данных по устойчивости хлебных злаков и подсолнечника к насекомым.

Сацыперов Ф. А. 1913. Устойчивость панцирных сортов подсолнечника заразихи. Тр. Бюро по прикл. ботанике, т. 6, стр. 251—261.

Севастьянов И. А. 1916. Наблюдения над яблочной плодожоркой (Cydia pomonella L.). Часть I. Естественная история и методика ее изучения. Туркестанская энтомологическая станция, Ташкент, стр. 1—161.

Смирнов Д. А. 1912. К биологии и метаморфозу Bruchus affinis и вообще зерновок (Bruchidae). Русск. энтомологическое обозрение, т. II, стр. 171—194.

Троицкий Н. Н. 1925. Предварительные результаты исследований экспериментальной станции по прикладной энтомологии за 1923—1924 гг. Гос. инст. опытной агрономии, Отдел прикладной энтомологии, Л., стр. 1—60.

Троицкий Н. Н. 1929. Филлоксерный вопрос в Средней Европе. Тр. по прикл. энтомологии, т. 15, вып. 1, стр. 1—197.

Дана библиография по филлоксерному вопросу, составленная под энтомологическим углом зрения. Собственно иммунитету виноградной лозы здесь уделено очень мало внимания.

Щеголев В. 1931. Хлебные пилильщики. Сельколхозгиз, М., стр. 1—110.

Приведены данные по устойчивости сортов пшеницы и других злаков.

Baur E. 1933. Der heutige Stand der Rebenzüchtung in Deutschland. Züchter, Jg. 5, стр. 73—77.

Collins J. L. and H. R. Hagan. 1932. Nematode resistance of pineapples. Varietal resistance of pineaple roots to the nematode Heterodera radicicola (Greef.) Müller. Journal of Heredity, vol. 23, стр. 503—511.

Collins G. N. and J. H. Kempton. 1917. Breeding sweet corn resistant to the corn earworm. Journal of Agricultural Research, vol. 11, стр. 549—579.

Cook O. F. 1906. Weevil-resistance adaptations of the cotton plant. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Plant Industry, Bull. 88, стр. 1—87.

Обстоятельная работа по устойчивости сорта хлопчатника Kekchi, найденного в Гватемале.

Cunliffe N. 1925. Studies on Oscinella frit; a preliminary investigation of the extend of the recovery power of oats when subject to injury. Annals of Applied Biology, vol. 12, стр. 226—286.

Felt E. P. and S. W. Bromley. 1931. Developing resistance of tolerance to insect attack. Journal of Economic Entomology, vol. 24, стр. 437—443.

Gernert W. B. 1927. Aphis immunity of teosinte-corn hybrids. Science, N. S., vol. 46, стр. 390—392.

Hanausek T. F. 1902. Zur Entwicklungsgeschichte des Perikarps von *Helianthus annuus*. Berichte d. Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 20, стр. 449.

Hanausek T. E. 1920. Untersuchungen über die Kohlenähnliche Masse der Kompositen. Anzeiger d. Kais. Akademie d. Wissenschaften (Wien), Bd. 47, стр. 388—390.

Harland S. C. 1916. Notes on resistance to cotton leaf-blister mite, with special reference to budded cottons and to cotton hybrids. West Indian Bulletin, vol. 16, стр. 78—82.

Harland S. C. 1917. A note on resistance black scale in cotton. West Indian Bulletin, vol. 10, стр. 255—256.

Harland S. C. 1919. The inheritance of immunity to leaf-blister mite (Eryophyes gossypii) in cotton. West Indian Bulletin, vol. 17, стр. 162—166.

Harland S. C. 1932. The genetics of *Gossypium*. Bibliographia Genetica, vol. 8, стр. 107—182.

Дана сводка по генетике устойчивости хлопчатника к болезням.

Howitt J. E. 1925. A review of our knowledge concerning immunity and resistance in plants. Quebec Society for the Protection of Plants, Annual Report 16th (1923—1924), стр. 9—24.

Jepson P. 1926. Some preliminary notes on tea termites. Tropical Agriculturist, vol. 67, стр. 67—79.

Jewett H. H. 1933. The resistance of leaves of red clover to puncturing. Journal of Economic Entomology, vol. 26, стр. 1135—1137.

Kobel F. 1933. Die Aussichten der Immunitätszüchtung bei der Rebe. Landwirtschaftliches Jahrbuch d. Schweiz, Jg. 47, стр. 248—271.

Le Pelley R. 1927. Studies on the resistance of apple to the wooly aphis (Eriosoma lanigerum). Journal of Pomology and Horticultural Science, vol. 6, стр. 209—241.

Lees A. H. 1926. Insect attack and the internal condition of the plant. Annals of Applied Biology, vol. 13, стр. 506—515.

Marchal P. 1928. Étude biologique et morphologique du puceron lanigère du pommier (Eriosoma lanigerum Hausmann). Annales des Epiphyties, Année 14, стр. 1—106.

Marston A. R. 1930a. Breeding corn for resistance to the European corn borer. Journal of the American Society of Agronomy, vol. 22, стр. 986—992.

Marston A. R. 1930b. Experiments in breeding corn for borer resistance. Agronomic investigations at the Michigan State College Corn Borer Experiment Station, 1926—1929. Michigan Agricultural Experiment Station, Special Bull. 204, стр. 22—28.

Marston A. R. 1933. Recent progress in breeding borer resistant corn. Michigan Agricultural Experiment Station, Quarterly Bulletin, vol. 15, стр. 264—268.

Massee A. M. 1931. The resistance of certain apple stocks to attacks of the woolly aphis. East Malling Research Station, Annual Report 1928—1930, Supplement 2, стр. 202—205.

McColloch J. W. 1923a. The Hessian fly in Kansas. Kansas Agricultural Experiment Station, Technical Bulletin 11, стр. 3—96.

Здесь даны сведения об устойчивости 87 сортов пшениц к гессенской мухе.

McColloch J. W. 1923b. The resistance of wheat to the Hessian fly, a progress report. Journal of Economic Entomology, vol. 16, стр. 293—298.

McColloch J. W. 1924. The resistance of plants to insect injury. Biennial Report of the Kansas State Horticultural Society, vol. 37 (1922—1923), стр. 196—208.

McColloch J. W. and S. C. Salmon. 1918. Relation of kinds and varieties of grain to Hessian fly injury. Journal of Agricultural Research, vol. 12, стр. 519—527.

Mumford E. P. 1931. Studies in certain factors affecting the resistance of plants to insect pests. Science, vol. 73, N. S., стр. 49—50.

Mumford E. P. and D. H. Hey. 1930. The water-balance of plants as a factor in their resistance to insect pests. Nature (London), vol. 125, стр. 411—412.

Nilsson-Ehle H. 1918. Årets svåra kvetesjukdom. Olika sort resistenz mot dvärgstritens angrepp. (Die schwere Weizenkrankheit des Jahres 1918. Verschiedene Sortenresistenz gegen den Angriff der Zwergzikade). Landtmannen, стр. 564—567.

Nilsson-Ehle H. 1920. Über die Resistenz gegen Heterodera schachtii bei gewissen Gerstensorten, ihre Vererbungsweise und Bedeutung für die Praxis. Hereditas, Bd. 1, стр. 1—34.

Painter R. H., S. C. Salmon and J. H. Parker. 1931. Resistance of varieties of winter wheat to Hessian fly, Phytophaga destructor (Say). Kansas Agricultural Experiment Station, Technical Bull. 27, стр. 1—58.

Одна из лучших работ по устойчивости пшеницы к гессенской мухе.

Parker J. H. and R. H. Painter. 1932. Insect resistance in crop plants. В кн.: International Congress of Genetics, 6th (Ithaca, N. Y., 1932), Menasha, Wisc., Proceedings, vol. 2, стр. 150—152.

Parnell F. R. 1925. The breeding of jassid-resistant cottons. Report for the season 1924—1925. Empire Cotton Growing Review, vol. 2, стр. 330—336.

Petri L. 1910a. Nouve osservazione sopra il rapporto fra la composizione chimica delle radici delle vite e il grado di resistenza alla fillossera. Atti della Reale Accademia dei Lincei, Rendiconti Classe di Scienze Fisiche, Matem. e. Natur., t. 19, стр. 27—34.

Petri L. 1910b. Ricerche istologiche su diversi vitigni in rapporto al grado di resistenza alla fillossera. Atti della Reale Accademia dei Lincei, Rendiconti Classe di Science Fisiche, Matem. e. Natur., t. 19, стр. 505—578.

Petri L. 1911. L'acidité des sucs et la résistance phylloxérique. Revue de viticulture.

Roach W. A. and A. M. Massee. 1931. Preliminary experiments on the physiology of the resistance of certain rootstocks to attack by woolly aphis. East Malling Research Station Annual Report 1928—1930, Supplement 2, стр. 111—120.

Seeliger R. 1925. Vererbungs- und Kreuzungsversuche mit der Weinrebe. Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 39, стр. 31—163.

Staniland L. N. 1924. The immunity of apple stocks from attacks of woolly aphis (Eriosoma lanigerum Hausm). Part 2. The causes of the relative resistance of the stock. Bulletin of Entomological Research, vol. 15, стр. 157—170.

Stellwaag F. 1924. Blutlaus und Nährpflanze. Zeitschrift für angewandte Entomologie. Bd. 10. стр 177—180.
Stellwaag F. 1928. Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin, P. Parey. стр. 1—888.

Дана обширная мировая библиография по филлоксере и борьбе с ней, а также критическая сводка современных знаний по борьбе с филлоксерой.

Treherne R. C. 1917. The natural immunity of resistance of plants to insect attack. Agricultural Gazette of Canada, vol. 4, стр. 855—859.
Trouvelot B., D. Lacotte et Thénard. 1933. Observations sur les affinités trophiques existant entre les larves de Leptinotarsa decemlineata et les plantes de la famille des Solanées. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), t. 197, стр. 273.
Wardle R. A. 1929. Host resistance. В кн.: R. A. Wardle. The problems of applied entomology. Manchester University Press, Chapt. 1, стр. 1—40.
Wardle R. A. and R. S. Simpson. The biology of Thysanoptera with reference to the cotton plant. 3 The relation between feeding habits and plant lesions. Annals of Applied Biology, vol. 14, стр. 513—528.
Worral L. 1923. Jassid-resistant cottons. Journal of the Union of South Africa Department of Agriculture, vol. 7, стр. 225—228.
Zweigelt F. 1931. Blattlausgallen. Die Blattlausgallen im Dienst prinzipieller Gallenforschung. Berlin, P. Parey, стр. 1—684.

Здесь особенно интересны главы 8 и 9, посвященные специализации и иммунитету. Дана обширная библиография как по тлям, так и вообще по иммунитету к насекомым (479 названий).

Шкалы сортовой устойчивости к инфекционным заболеваниям

Вавилов Н. И. 1913. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов. Тр. Селекц. станции при Московском с.-х. институте, вып. 1, стр. 1—108.
Вавилов Н. И. 1919. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. Известия Петровской сельскохозяйственной Академии, вып. 1—4, М., стр. 1—239.
Наумов Н. А. 1924. К вопросу об установлении способов для определения степени поражения растений. Тр. IV энтомолого-фитопатологического съезда, 1924.
Русаков Л. Ф. 1927. Комбинированная шкала для учета развития ржавчины (с 1 табл. рис.) Болезни растений. Вестник Отдела фитопатологии Главн. бот. сада СССР, XVI год, № 1, Л., стр. 179—185.
Melchers Leo E. and John H. Parker. 1922. Rust resistance in winter-wheat varieties. Bulletin 1046, U. S. Department of Agriculture, Washington, стр. 1—32.



ЗАКОНЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ИММУНИТЕТА РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ[1]

КЛЮЧИ К НАХОЖДЕНИЮ ИММУННЫХ ФОРМ)

ВВЕДЕНИЕ

Важным и решающим методом в борьбе с грибными и бактериальными заболеваниями растений является выведение иммунных сортов, основанное на использовании природного иммунитета. Явления приобретенного иммунитета хотя и известны в растительном мире, особенно в отношении вирусов, однако применение их в растениеводстве, где сельский хозяин имеет дело с огромным количеством индивидов, высеваемых на обширных пространствах, весьма ограничено. Труднейшей и в то же время наиболее актуальной задачей современной селекции является соединение в одном и том же сорте иммунитета одновременно к различным заболеваниям. Каждый из наиболее распространенных видов культурных растений обычно поражается разнообразными инфекционными заболеваниями. Так, например, пшеница в районах ее возделывания часто поражается бурой, желтой и стеблевой ржавчиной, твердой, пыльной и стеблевой головней, мучнистой росой. Помимо того, она страдает от поражений различными насекомыми, в значительной мере связанными с пшеничной культурой, как шведская и гессенская мухи, муха-зеленоглазка, жук-пилильщик и т. д. Это наиболее распространенные болезни, не говоря уже о более редких поражениях бактериальными и вирусными болезнями.

Трудность селекции увеличивается дифференциацией видов паразитов на биологические, или физиологические, расы, нередко весьма различные в разных районах и областях. Расовый состав может варьировать по годам. На Северном Кавказе в зависимости от теплого или холодного лета преобладает или бурая, или желтая ржавчина пшеницы. Селектируя сорт на иммунитет, селекционер должен учитывать возможности изменения расового состава паразитов, которое в значительной мере зависит от изменения условий погоды, и привнесения новых вирулентных рас. Отсюда особое значение приобретает *комплексный*, или *групповой*, иммунитет, т. е. одновременная устойчивость к нескольким паразитам, ко многим физиологическим расам.

Уже более четверти века тому назад автору пришлось начать исследование сортового многообразия хлебных злаков в отношении поражения ржавчиной, головней и мучнистой росой и установить ряд правильностей в распределении естественного иммунитета среди видов и сортов. Ограниченный видовой и сортовой материал по культурным растениям и ближайшим к ним диким родичам, имевшийся в нашем распоряжении в то время, был представлен преимущественно местными сортами СССР, собранными из разных районов, и сравнительно случайными иностранными селекционными сортами.

Задачи практической селекции за последние два десятилетия заставили Всесоюзный институт растениеводства уделить особое внимание широкому привлечению мирового разнообразия сортов по важнейшим, интересующим Советскую страну культурам. По определенному плану были изучены местные сорта всех земледельческих районов Советского Союза. Путем специальных экспедиций и сборов, проведенных в эволюционном разрезе, начиная с основных очагов местопроисхождения важнейших культурных растений, с охватом, по возможности, всех главнейших земледельческих районов мира, был собран, практически почти исчерпывающе, огромный сортовой материал по культурам, интересующим растениеводство СССР. Десятки тысяч образцов с определенными географическими и экологическими датами подверглись систематическому изучению. Необходимость упорядочения сортового материала заставила прежде всего направить внимание на приведение его в строгую ботаническую систему, разработав самые методы дифференциальной сортовой систематики. Наряду с морфологическими признаками, наиболее удобными для систематики, последовательно большое внимание было уделено физиологическим и экологическим различиям сортов с использованием по мере необходимости также методов цитогенетики для распознавания филогенетических отношений. Таким образом удалось точно выяснить видовую дифференциацию изучаемых растений и распределить огромное разнообразие местных и селекционных сортов в естественные эколого-географические группы по комплексу как морфологических, так и физиологических признаков. Эта трудоемкая работа потребовала изучения многих тысяч сортов путем посевов в разных условиях, в лесной, степной и лесостепной зонах, от Ленинграда до Северного Кавказа, а также в Закавказье, в Средней Азии, на Дальнем Востоке.

От задач иммунитета, интересовавших нас вначале, на значительное время пришлось отойти к вопросам эволюции, систематики и географии культурных растений, уделяя максимальное внимание учету хозяйственно полезных сортовых свойств, ради которых возделываются культурные растения (Вавилов, 1940).

Наряду с систематизацией обширного мирового материала, впервые проведенной советскими исследователями в таком масштабе, весь собран-

ный видовой и сортовой материал был последовательно изучен в отношении восприимчивости к различным инфекционным заболеваниям, как с использованием естественной инфекции, так и с применением методов искусственного заражения в различных контрастных условиях основных земледельческих районов нашей страны. Не менее 10 тысяч типовых местных и селекционных сортов пшеницы, ячменя, овса, ржи, различных зерновых бобовых и льна было исследовано в последнее десятилетие в отношении главнейших заболеваний. При решении некоторых общих вопросов пришлось обращаться и к другим объектам. Самое исследование различий по иммунитету к инфекционным заболеваниям было использовано как один из методов в распознавании видов и сортов в целях построения естественной классификции, и обратно, создание естественной эволюционной эколого-географической классификации на основе как морфологических, так и физиологических свойств позволило понять правильности в распределении естественного иммунитета.

Такого рода трудоемкая работа могла быть только коллективной, проводимой по определенному плану. Она продолжается, но уже в настоящее время можно подытожить данные исследований и наметить основные закономерности в распределении естественного иммунитета среди видов и сортов, имея в виду конечную цель — дать селекционеру и фитопатологу ключ к нахождению иммунных форм, комплексно-устойчивых к различным инфекционным заболеваниям.

Особенностью данного труда является прежде всего попытка возможно полного выяснения распространенности иммунитета к различным заболеваниям на примере главнейших культурных растений. Здесь впервые, в сжатой форме, весь сортовой материал приводится по новой эколого-географической системе, разработанной нами в последние годы, и сделана попытка характеристики огромного сортового материала в отношении к различным инфекционным заболеваниям.

Результаты исследований мы приводим в обзорных сводных таблицах, где весь видовой и сортовой материал, охватывающий мировое разнообразие, расположен в эволюционном порядке по определенным генетическим и эколого-географическим группам, установление которых нами только что закончено. Практически мы попытались охватить исчерпывающе видовое и сортовое разнообразие изучаемых культур, от истоков происхождения видов до конечных звеньев советской и зарубежной селекции. Реагирование сортов и видов исследуемых культур изучено в отношении многих наиболее распространенных паразитических грибов в различных районах. Помимо автора, в этой работе приняли участие В. С. Зеленецкий (пшеница), М. Ф. Летова и Е. И. Николаенко (пшеница), С. П. Зыбина и Е. В. Эллади (лен), А. И. Мордвинкина (овес), В. Б. Енкен (ячмень). В последние годы благодаря участию энтомолога П. Г. Чеснокова удалось организовать экспериментальное изучение отно-

щения сортов хлебных злаков к поражению различными видами насекомых, как гессенская и шведская мухи и зеленоглазка, в разных районах СССР.

Для сравнения исследованного материала мы приводим его в унифицированной четырехбалльной шкале, обозначая: 1 — наибольшую устойчивость или, соответственно, наименьшую поражаемость, 2 — слабую поражаемость, 3 — среднюю восприимчивость, 4— сильную восприимчивость или поражаемость.

В отношении отдельных болезней применялась более дифференцированная шкала, с учетом как количественной, так и качественной стороны. Уже в наших предшествующих исследованиях иммунитета мы считали необходимым наряду с учетом количества развивающегося паразита уделять внимание качественной стороне реакции тканей растения-хозяина на внедрение паразита, в смысле некрозов вокруг пустул гриба, величины пустул, симбиотического действия паразита на ткани (Вавилов, 1913, 1919, 1935). При учете поражения головней подсчитывался процент зараженных растений и характер поражения. При изучении отношения сортов к поражению шведской и гессенской мухами учитывался характер реакции растений — число пораженных стеблей и целых растений и отрастаемость пораженных растений. В тех случаях, когда поражение отдельных органов весьма различно, как например в отношении шведской мухи, учет поражения велся отдельно по вегетативным и генеративным органам. Возрастная изменчивость иммунитета в отношении ржавчины обязывала вести исследование от начальных моментов до созревания. Широкий географический масштаб опытов, посев как в северных, так и в южных субтропических районах, дал возможность получить большой материал для суждения о поражаемости в различных фазах развития. Так, например, в субтропических районах Закавказья и в прибрежном Дагестане желтая ржавчина на пшенице появляется весной, в стадии кущения, продолжая распространяться до созревания. Наоборот, на севере, в степных, лесостепных и лесных районах Европы, эпидемия ржавчины начинает распространяться после колошения.

Бóльшая часть исследований проведена в полевых условиях. Изучение поражаемости мучнистой росой велось дополнительно в оранжереях, где данный паразит нередко развивается весьма интенсивно. Для обеспечения сильной инфекции стеблевой ржавчины практиковались поздние посевы. То же самое делалось в целях выяснения различий по устойчивости к поражению паразитическими мухами (П. Г. Чесноков).

Как правило, мы приводим здесь максимальные отметки поражаемости, наблюдавшейся за ряд лет в различных районах в оптимальных условиях инфекции. Более подробные данные по отдельным культурам и отношению их к различным заболеваниям будут даны в ряде особых очерков.

СОРТ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

Поведение одних и тех же сортов в разных условиях может быть различно в зависимости как от условий среды, так и от наличия различных физиологических рас одного и того же паразита. Последнее обстоятельство имеет особенно существенное значение. Подробно этот вопрос нами освещен в книге «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям» (1919), в главе «Иммунитет и среда».

Наиболее разительным фактом в наших исследованиях было отношение видов и сортов пшеницы к закавказской расе стеблевой головни (*Urocystis tritici*), обнаруженной в последние годы в Азербайджане. Несмотря на морфологическое сходство со стеблевой головней пшеницы, широко распространенной в Китае и в Австралии, закавказская раса головни выявила совершенно иное поведение, чем в Австралии или в Китае, — поведение физиологических рас в данном случае оказалось диаметрально противоположным. В то время как закавказская раса поражает преимущественно малохромосомные виды пшеницы, как *Triticum persicum*, *T. durum*, и не поражает многохромосомные виды пшеницы — мягкую и карликовую, китайские и австралийские расы стеблевой головни, как хорошо известно, наоборот, поражают преимущественно именно мягкую пшеницу.

Прямые опыты показали, что расы твердой головни, распространенные в южной и юго-восточной европейской части СССР, более вирулентны, чем северные расы. Пыльная головня в условиях юго-восточной европейской части Советского Союза чрезвычайно сильно поражает твердую пшеницу. Наоборот, искусственное заражение на Северном Кавказе и в Ленинграде сортов твердых пшениц местными популяциями пыльной головни выявило значительный иммунитет данного вида. В засушливых районах самое развитие ржавчины задерживается влиянием условий климата. Некоторые виды ржавчины, как желтая ржавчина (*Puccinia glumarum*), весьма чувствительны в отношении температурных условий, и несоответствие таковых может вызвать отсутствие инфекции. Ускорение вегетации позднеспелых и скороспелых сортов может вызывать или усиление, или ослабление инфекции, в зависимости от фенологии развития. Другими словами, сдвиги в поражаемости могут быть обусловлены при перенесении сортов из одних условий в другие сдвигами фенологических оптимумов восприимчивости сортов и самого паразита (Вейдеман, 1936).

В особенности изменчива устойчивость сортов пшеницы к твердой головне. Так, например, яровой канадский стандартный сорт Маркиз в обычных условиях ярового посева весьма стоек к твердой головне, при посеве же осенью он становится заметно более восприимчивым. Наоборот, другие сорта, как например различные однозернянки, полбы и

ряд мягких пшениц, как Турецкая, оказались сравнительно стойкими в разнообразных условиях (Gaines, 1923).

Для создания оптимальных условий инфекции приходится при изучении сортовых реакций производить высев в определенное время и принимать меры к искусственному вызыванию инфекции.

С целью выявления зависимости реакции сортов на поражение разными паразитами от природных условий изучение ее проведено нами в 11 точках — около Ленинграда и Москвы, на Северном Кавказе (Ставрополь, Отрада-Кубанская) и в прибрежном Дагестане (Дербент), в Азербайджане (Кировабад), Сухуме — на Черноморском побережье, в Новочеркасске, Саратове, Ташкенте и во Владивостоке. Во время наших поездок за границу мы имели возможность дополнительного изучения части сортов в отношении к тем же грибным заболеваниям в Англии, Канаде, США, Перу и Аргентине.

Несмотря на расовые различия отдельных паразитов в отдельных областях и странах, прямой опыт и наблюдения в течение почти 30 лет (начиная с 1911 г.) обнаружили все же в целом сравнительную выдержанность контрастных реакций иммунитета, характерную для видов и сортов, а также отдельных эколого-географических групп, по крайней мере в отношении обычных географических популяций паразитов. Более того, сопоставление наших данных о поведении видов и определенных сортов с иностранными данными подтверждает наши выводы.

В целом можно условно разбить сорта на три категории. Одни из них характеризуются определенным иммунитетом к тому или другому паразиту, выявляющимся в самых разнообразных условиях при наличии инфекции. Другие в тех же условиях обнаруживают определенную восприимчивость или поражаемость. Наконец, третья группа сортов является сравнительно лабильной. Поражения или иммунитет ее зависят резко и от физиологических рас, например ржавчины, и от внешних условий.

Не придавая абсолютного значения реакциям иммунитета или восприимчивости и учитывая возможность сдвигов, вызываемых в особенности появлением новых вирулентных рас паразитов, все же, как показывают непосредственный опыт и наблюдения, виды и сорта различимы по их реакциям иммунитета и в разных районах, и в разных условиях, выявляя в целом общность характеристики. Наблюдения над некоторыми формами *T. persicum*, оказавшимся поразительно устойчивым к мучнистой росе (*Erysiphe graminis*), показали, что и в условиях Германии, Англии, Японии они сохраняют полностью свой иммунитет. Совершенно независимо проведенное Ридом (Reed) и нами одновременно изучение поведения сортов овса в отношении головни и ржавчины привело к одним и тем же результатам. Имея возможность в ноябре 1932 г. наблюдать большую коллекцию видов и сортов пшеницы в Лиме, в Перу, в период максималь-

ной инфекции, в условиях полива и густого тумана, свойственного этому району, мы были изумлены поразительным сходством реакций в отношении бурой и стеблевой ржавчины с тем, что мы наблюдали в различных условиях Советского Союза. И однозернянки, и ряд определенных форм двузернянок, и твердая пшеница, и *T. persicum* выявляли свой иммунитет. То же мы могли видеть на значительном сортовом материале в Аргентине в декабре того же года.

30-летние наблюдения в различных условиях в отношении различных определенных паразитов показали наглядно значительную выдержанность видовых и сортовых реакций к популяциям видов ржавчины, головни и мучнистой росы. В нижеприводимых таблицах указываются данные поражений, наблюдавшихся нами в течение ряда лет в различных районах. В тех случаях, когда выявлялись значительные колебания, они находили соответствующее отражение и в таблицах.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве объектов наших исследований взяты культурные растения, резко отличающиеся по степени своей генетической дифференциации. Так, пшеницы и овсы представлены множеством культурных и диких видов, подвергшихся в их эволюции резкой генетической дивергенции, сопровождающейся различиями в числе хромосом и трудностями в скрещивании видов. Такова же эволюция винограда, крыжовника, хлопчатника и ряда других растений. Наоборот, культурные рожь и ячмень, так же как и лен и люцерна, представлены немногочисленными видами, подвергшимися относительно слабой генетической дивергенции.

Наиболее трудным объектом, в силу его дивергенции, множества видов и сортов является пшеница, которой было уделено особое внимание и классификация которой представила большие трудности. По существу это растение было использовано нами для разработки всей системы классификации и выяснения основных правильностей в распределении иммунитета.

Итоги исследований суммированы в приводимых таблицах, представляющих результаты многолетних наблюдений в разных условиях над тысячами сортов. В первых столбцах приводится установленная нами естественная эволюционная система мирового разнообразия изучавшихся культур, распределенного на отдельные виды и подвиды, дифференцированные в свою очередь на эколого-географические группы. Большинство из этих групп представлено типичными местными сортами. Некоторые из групп включают огромное количество форм как селекционных, так и местных сортов, но общие их свойства позволили объединить их. Для

конкретизации мы указываем наиболее распространенные селекционные сорта, относящиеся к определенным группам. Как показало непосредственное изучение, правильно установленные эколого-географические группы в значительной мере обладают единством реакции на иммунитет ко многим паразитическим заболеваниям. Иммунологическая работа в данном случае шла параллельно с разработкой классификации сортов. При помощи иммунологического анализа удавалось вскрыть неподозревавшиеся новые эколого-географические группы или даже целые виды.

В последующих столбцах отметками по вышепринятой четырехбалльной шкале обозначено отношение к главнейшим видам инфекционных заболеваний, распространенных в Советском Союзе, с охватом по возможности главнейших паразитов. Условно цифрой 4 мы обозначаем максимальную восприимчивость. В тех случаях, когда данная группа сортов выделяется исключительной восприимчивостью, мы обозначаем ее цифрой $4^1/_2$. Максимальная устойчивость обозначена единицей. Многие виды и сорта практически совершенно устойчивы в обычных условиях и не обнаруживают следов поражения. Возможность все же вызвать хотя бы следы инфекции в наиболее оптимальных для инфекции условиях выражена также цифрой 1.

В тех случаях, когда различаются поражения отдельных органов, как например у ячменя в отношении шведской мухи, в таблицах приводятся отдельные отметки по степени поражения зерновки и вегетативных органов. Приводимые таблицы, построенные на основе эволюционной экологической и географической классификаций сортового многообразия, показывают, среди каких групп и видов селекционер может найти необходимые для него формы. Ими могут быть образцы, иммунные как к отдельным паразитам, так и к их комплексу.

Не останавливаясь на классификационных деталях приведенных в таблицах сортов, что составляет задачу особого труда, подготавливаемого нами, ([2]) заметим лишь, что в них включен впервые обширный новый видовой и сортовой материал, в значительной мере открытый в последнее десятилетие советскими исследователями.

Как же пользоваться данным ключом? Каковы основные закономерности в распределении иммунитета к инфекционным заболеваниям? Имеются ли правильности в отношении одних и тех же видов и экологических групп сортов к разным инфекционным началам? Имеются ли какие-либо генетические закономерности? Где искать, среди каких групп и видов, сорта, иммунные к тем или другим заболеваниям?

Первое впечатление при просмотре таблиц, особенно по пшенице, ячменю, овсу, ржи и льну, — их значительная сложность. Это естественно, поскольку поставлена задача охватить огромное видовое и сортовое раз-

нообразие, при этом культур, подвергшихся широкому расселению по всему земному шару и дифференцировавшихся соответственно климату и почвам на разные эколого-географические группы. Пшеница, ячмень, лен относятся к древнейшим культурам, наиболее широко расселившимся по всем континентам земного шара. С ними много работали селекционеры всего мира. Освещая конкретно эволюцию отдельных видов растений, их дифференциацию при расселении в соответствии с условиями среды и отбора на определенные экологические группы и изучая реакции между паразитами и видами и сортами растений в эволюционном аспекте, мы последовательно начинаем понимать сущность правильностей, и сложная, как будто запутанная картина становится осмысленной и понятной. Реакции иммунитета укладываются в определенную систему, позволяющую предугадывать поведение сортов в отношении заболеваний в зависимости от их положения в генетической системе и местопроисхождения.

Рассмотрим правильности в распределении восприимчивости и иммунитета по отдельным культурам и в заключение перейдем к выяснению общих закономерностей, или законов, распределения естественного иммунитета.

ПШЕНИЦА

Наибольшее внимание в наших исследованиях было уделено пшенице, как в силу значимости этой культуры, так и ввиду наличия множества видов культурных и диких пшениц, их дивергенции на резко обособленные виды, занявшие огромный ареал. Площадь под культурой пшеницы на земном шаре определяется колоссальной величиной, свыше 160 млн гектаров, из которых $^1/_4$ приходится на долю Советского Союза. Основная родина пшеницы — Передняя Азия с примыкающими к ней районами, где до сих пор в большом количестве встречаются дикие двузернянки и однозернянки, где сосредоточено максимальное разнообразие видов культурных пшениц. Из этой начальной территории пшеница расселилась последовательно по всем континентам, дифференцируясь соответственно на различные экотипы. С пшеницей проведена большая селекционная работа как путем индивидуального отбора из местных и иноземных популяций, так и путем применения гибридизации. Такие страны, как Канада, Аргентина, Австралия и большое число государств Западной Европы, преимущественно возделывают гибридные сорта.

Пшеница изучена нами в отношении десяти главных заболеваний — бурой, желтой и стеблевой ржавчины, твердой, пыльной и стеблевой головни, причем в отношении последней необходимо отметить, что в СССР представлены своеобразные географические расы, резко отличные биологически от стеблевой головни пшеницы, распространенной в других

Таблица 1

Поражаемость различных видов, подвидов и эколого-географических групп пшеницы разными видами ржавчины, головни, мучнистой росой, шведской и гессенской мухами и зеленоглазкой

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
14-хромосомные виды										
I. *Triticum boeoticum* s. l. — дикие однозернянки:										
1) subsp. *aegilopoides* — подвид диких одноостых однозернянок	1	1—3	2—3	—	—	1—2	1—3			
2) subsp. *thaoudar* — подвид диких двуостых однозернянок	1	1—2	2—3	—	—	1—2	1			
3) subsp. *urartu* — распространен в южной Армении	2	3—4	2							
II. *T. monococcum* — культурные однозернянки:										
а) prol. *armeno-anatolicum* — армяно-анатолийская группа	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1
б) prol. *karabachicum* — карабахская группа	1	1	2	3—4	1	1	1	1	1	
в) prol. *ciscaucasicum* — северокавказская группа	1	1	2	3	1	1	1—2½	1	1	
г) prol. *tauricum* — крымская группа	1	1	2	1	1	1	1—2	1	1	1
д) prol. *occidentale-mediterraneum* — западносредиземноморская группа	1	1—2	2	1—2	1	1	1—3	1	1	1

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
e) prol. *montano-occidentale-europaeum* — горная западноевропейская группа	1	2	1—2	1 (2)	1	1	1	1	1	1
28-хромосомные виды										
III. *T. dicoccoides* s. l.— дикие двузернянки:										
1) subsp. *armeniacum* — дикие двузернянки Армении.	1—$2^1/_2$	3—$3^1/_2$	3	—	—	3				
2) subsp. *horanum* — хоранские (сирийские) дикие двузернянки	$2^1/_2$	1—2								
3) subsp. *palestinicum* (prol. *judaicum*) — палестинские дикие крупнозерные двузернянки	1—3	1—3	3—4	4	—	3	1—2	3	3	
28-хромосомные виды культурных пшениц										
IV *T. timopheevii* — Тимофеева пшеница (возделывается в Западной Грузии)	1	1	1—2	1—2	1	2	1	1	1	1
V. *T. dicoccum* s. l.— культурные двузернянки:										
1) subsp. *georgicum* — западногрузинские озимые двузернянки	2	2	3—4	3—4	2	4	1			

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина: бурая *Puccinia triticina*	Ржавчина: желтая *Puccinia glumarum*	Ржавчина: стеблевая *Puccinia graminis*	Головня: твердая *Tilletia tritici*	Головня: пыльная *Ustilago tritici*	Головня: стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)	Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи: шведская Oscinella frit	Мухи: гессенская Phytophaga destructor	Мухи: зеленоглазка Chlorops taeniopus
2) subsp. *asiaticum*:										
а) prol. *armeno-anatolicum* — армяно-анатолийские двузернянки:										
gr. *armenicum*	2—3	2—3	3—4	2—$3^{1}/_{2}$	1—$2^{1}/_{2}$	2—3	2—3			
gr. *anatolicum*	1—$2^{1}/_{2}$	2—4	3—4	3—4	1	2—3	2—4	2—3	4	1—2
б) prol. *karabachicum* — нагорно-карабахские двузернянки	1—2 (3)	1—2 (3)	3—4	$2^{1}/_{2}$	1	1	2	2	3	
в) prol. *iranicum* — иранские двузернянки	2—$4^{1}/_{2}$	$4^{1}/_{2}$	3—4	3—4	1	3	4	3—4	4	
3) subsp. *maroccanum* — марокканские двузернянки:										
а) prol. *montanum*	2	4	3—4	—	—	3—4	1			
б) prol. *oasiculum*	$3^{1}/_{2}$	$4^{1}/_{2}$	3—4	$2^{1}/_{2}$	1	4	$4^{1}/_{2}$	2	2	
4) subsp. *abyssinicum* — абиссинский подвид двузернянок:										
а) prol. *proprio-abyssinicum* — собственно абиссинские двузернянки . .	1—2	1—2	3—4	4 (3)	1	1—3	1—2	3—4	4	4
б) prol. *jemenicum* — йеменские двузернянки	1—2	2	4	2—4	1	1—3	2 (4)	2—3	3—4	
в) prol. *indostanicum* — индийские двузернянки . .	1—2	4	3—4	3—4	1	2	1—2	2—4	4	4
5) subsp. *occidentale-europaeum* — европейские двузернянки:										
а) prol. *ibericum* — пиренейские озимые и яровые двузернянки	1—2 (3)	1—2 (3)	3—4	1—$3^{1}/_{2}$	1	2—3	2—$3^{1}/_{2}$	2—3	1—2	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
б) prol. *meridionale* — южноевропейская группа	1—3	1—3	3—4	2—2$^1/_2$	1—2	2—3	1—3	2	1—3	
в) prol. *bavaricum* — горные западноевропейские двузернянки	2—3$^1/_2$	2—3	3—4	4$^1/_2$	1—2	2—3	1—3	2	2—3	
6) subsp. *volgense*:										
а) prol. *tataricum* — полба татарская	1—2	3—4	3—2	3—4	3—4	2—3	3	1	2—3	
б) prol. *balcanicum* — полба балканская	1	2$^1/_2$	4	4	2$^1/_2$—3	2—3	3	1	2—3	
VI. *T. turgidum* s. l.:										
1) subsp. *abyssinicum* (subsp. *turgidoides*)	1—4	1—3	3	4	1—3	1—3	1—3$^1/_2$	4	4	4
2) subsp. *mediterraneum*:										
а) prol. *meridionale* — южноевропейская группа	1—3 (4)	1—2$^1/_2$	3—4	1—3	1	1—3	2—3$^1/_2$	2	1—3	
б) prol. *caspicum* — азербайджано-дагестанская предгорная группа	2—3	1—3	3—4	3	1—2	1—3	2—3$^1/_2$	—	1—2	
в) prol. *iranicum* — иранская группа (ареал — Иран, Афганистан)	3—3$^1/_2$ рш	3	3—4	3—4	—	1—3	4	4	4	4
г) prol. *occidentale-europaeum* — западноевропейская группа	1—3$^1/_2$	1—3	4	4	1—2	1—3	2—3			
3) subsp. *sinicum* — китайский подвид	1—3	1—2	3—4	1—3	1—3	1—2	3—4	4	3—4	
VII. *T. durum* s. l. — твердые пшеницы:										

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
1) subsp. *abyssinicum* (*acutidenticulatum* Flaksb.) — абиссинские твердые пшеницы:										
а) prol. *eu-abyssinicum* — собственно абиссинские твердые пшеницы	1—3	1—2	2—3	4—4$^1/_2$	1—2$^1/_2$	4 (2)	1—4	4	4	4
б) prol. *jemenicum* — йеменские твердые пшеницы .	1—3	1—3$^1/_2$	4	3—4	1—2$^1/_2$	2—3	2	3—4	3—4	
2) subsp. *expansum* (ареал — Средиземноморье, Дагестан, Азербайджан, степные районы Европы, Сибири, США, Канады и Аргентины):										
а) prol. *eumediterraneum* — собственно средиземноморская группа	1—2 (3)	1—2 (3)	3—4	1—3	1—2	1—3	2—3$^1/_2$	1—2	1	
б) prol. *falcatum* — крупнозерная твердая пшеница (ареал — Тунис, Сирия, Палестина, Малая Азия)	1—2 (3)	1—3$^1/_2$	3	2—3	1	3	3—3$^1/_2$	1—2	1	
в) prol. *africanum* — твердая пшеница Северной Африки (ареал — Марокко, Алжир, Тунис, южные районы Кипра, изредка Сардиния и Сицилия) . .	1—2 (3)	1—2 (3)	2—3	1—3	1 (2)	1—3	2—3	1—3	1	
г) prol. *berbericum* — горная атласская группа	1—2	1—2	2—3	1—2 (4)[a]	1	3	3	3—4	2—3	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
д) prol. *basi-aegiptiacum* — нижнеегипетская группа	3	3—4	3—4	3—4	1	3	2—3$^1/_2$	3—4	2—3	
е) prol. *aegiptiacum* — верхнеегипетская группа . .	2	4$^1/_2$	3—4	3—4	1	3	3	3—4	2—3	
ж) prol. *cypricum* — кипрская группа	1—2$^1/_2$	1—3	3—4	1—3	1	3	3	2—4	1—4	
subprol. *eligulatum* — подгруппа безлигульная	1—2$^1/_2$	1—3	3	1—3	1—2	3	2—3$^1/_2$	2—4	1—4	
з) prol. *palestinicum* — палестинская группа . . .	1$^1/_2$—3	1—2 (3)	2	2—3	1—1$^1/_2$	1—3	2—3$^1/_2$	2	1—2	
и) prol. *anatolicum* — анатолийская группа	2—3	2—3	3—4	3	1	2—3	2—3$^1/_2$	2—4	1	
к) prol. *aegeum* — эгейская твердая пшеница, возделывается на островах, а также в низменных районах Малой Азии и особенно Греции	1—3$^1/_2$	1—3	3—4	1—2 (3)	1—1$^1/_2$(3)	2—3	1—3$^1/_2$	2—4	1	
л) prol. *caspicum* — азербайджано-дагестанская озимая или полуозимая предгорная твердая пшеница	2—3$^1/_2$	1—3	3—4	3—4	1—2	3	2—3	—	1	
м) prol. *hybridum* — гибридная безостая твердая пшеница, полученная от скрещивания с безостой мягкой пшеницей	2	2	3	1—2	1—2	3	2	2	2	
Series prolum *stepposa* — европейская степная твердая пшеница (ареал —										

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit.	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
степные районы Европы, Западной Сибири, США, Канады, Аргентины):										
prol. *eusteppосum* — собственно степная группа	1—2	1—3	3—4	2—3 (4)[6]	1—2 (3)	3	2—3(3$^1/_2$)	3—4	1	
subprol. *hybridum* — гибриды степных твердых пшениц с мягкими	2	2	3—4	1—2	1—2	3	2	3	2	
Series prolum *indo-iranica* — индо-иранская твердая пшеница:										
a) prol. *iranicum* — иранская группа.	3	2—3$^1/_2$	3—4	4—4$^1/_2$	1—2	2	2—3$^1/_2$	4	3—4	4
b) prol. *indicum* — индийская группа.	1—3	1—3	3—4	4	1—2	2	2—3	4	3—4	4
3) subsp. *horanicum* — хоранки, распространены главным образом в нагорьях Сирии, Палестины и Трансиордании	1—3	1—3	3—4	1—3	1	1—3	2—3	2—3	1—3	1
4) subsp. *orientale* — хоросанская пшеница, распространенная оазисами в восточном Средиземноморье, в Дагестане и Иране	3	1—3	3—4	1—3$^1/_2$	1—1$^1/_2$	2—3$^1/_2$	3—4	4	4	
5) subsp. *sinicum* — китайская безостая твердая пшеница	2	3	3	1	1	1	2			

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
VIII. *T. polonicum* — польская пшеница:										
1) subsp. *abyssinicum* — подвид, эндемичный для горной Абиссинии и Эритреи	1—3	1—2	2—3	4	1—2	3	2—4	4	4	4
2) subsp. *mediterraneum*:										
а) prol. *palestinicum* — палестинская группа. . . .	1—2	1—$2^1/_2$	1—3	1—3	1	1—$3^1/_2$	2—3	2—4	1—2	
б) prol. *eumediterraneum* — собственно средиземноморская группа	1—2	1—$2^1/_2$	1—3	1—3	1—2	1—3	2—$3^1/_2$	3—4	1—2	
в) prol. *stepposum* — южностепная группа (рыхлоколосая)	1—$2^1/_2$	1—3	3—4	1—3	1—2	3	2—3	2—3	1	
IX. *T. persicum* — персидская пшеница:										
а) prol. *daghestanicum* — высокогорная дагестанская группа	2—4	1—2	2—3	3 (4)	1—2	3—4	1	1—2	2—3	2
б) prol. *armeno-georgicum* — высокогорная армянская группа	2—3	2	2—3	4 (3)	1	3—4	1—$2^1/_2$	1—2	2—3	2
42-хромосомные виды										
X. *T. macha* — пшеница маха, эндемичный вид Западной Грузии (район Лечхума и Рача)	2—3	2—3	4	3 (4)	$1^1/_2$ (2)	1	3	—	2	1

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
XI. *T. spelta* — настоящая полба:										
а) prol. *asturicum* — астурийская (пиренейская) полба	1—2	1—2	4	2—3	1	1	2—3	2—3	2—3	
б) prol. *bavaricum* — баварская полба	3—3$^1/_2$	2—3	4	2—3	1—2	1	2—4	2	2—3	
XII. *T. vavilovianum* (*T. vulgare compositum* Tum.; *T. vulgare* prol. *thospitense* Flaksb.) — эндемичный вид Турецкой Армении	4	4	4	4	4	1	4	4	4	2
XIII. *T. compactum* — карликовая пшеница:										
1) subsp. *armeno-turkestanicum* — карликовая пшеница Армении, Средней Азии и Афганистана:										
а) prol. *armeno-anatolicum*— армяно-анатолийская карликовая пшеница	3—4$^1/_2$	3—4$^1/_2$	4	3—4	1 (4)	1	3—4	4	4	
б) prol. *cabulicum* — кабульская карликовая пшеница	2—4$^1/_2$	2—4$^1/_2$	3—4	4	4	1	4	4	4	
в) prol. *syriacum* — сирийская карликовая пшеница. Встречается как примесь среди *T. durum* subsp. *horanicum*, на которую она похожа по ко-										

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
лосу и вегетативным признакам	4	4	4	3	3	1	4			
г) prol. *pamiro-badakschanicum* — памиро-бадахшанская карликовая пшеница; сюда относятся также безлигульные формы (gr. *eligulatum*)	4	4	4	4	4	1	4	4	4	
д) prol. *khoresmicum* — хорезмская карликовая пшеница	$4^1/_2$	$4—4^1/_2$	4	—	—	1	4	4	4	
2) subsp. *eurasiaticum* — евразийская карликовая пшеница, преимущественно возделываемая в горных и лесных районах Западной Европы, западном Тянь-Шане и Якутии:										
а) prol. *tianschanicum* — западная тяньшанская карликовая пшеница, преимущественно яровые формы	4	$2—3^1/_2$	4	3—4	2—3	1	4	4	4	
б) prol. *jakuticum* — якутская карликовая яровая пшеница	4	2—4	4	4	2—3	1	4	2	3	
в) prol. *occidentale-europaeum* — западноевропейская карликовая пшеница, представленная										

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
преимущественно озимыми, реже яровыми формами	3—4	1—4	4	3—4	2—4	1	2—4	2	3	
gr. *hybrido-americanum*— гибридная американская карликовая пшеница	2—4	1—3	3—4	3—4	1—4	1	2—4	2	3	
3) subsp. *sinicum* — китайская карликовая пшеница	1—4	1—4	3—4	3—4	1—4	1[г]	2—4	4	3—4	
XIV. *T. sphaeroccocum* — круглозерная эндемичная пшеница Северной Индии	2—4	1—3	3—4	3—4	1—3	1	4 (3)	4	3—4	4
XV. *T. vulgare* — мягкие пшеницы:										
1) subsp. *irano-turkestanicum* (*irano-asiaticum* Flaksb.) — ирано-туркестанская мягкая пшеница:										
а) prol. *speltiforme* — полбовидная мягкая пшеница, возделываемая главным образом в районах обеспеченной богары (неполивных земель) Средней Азии, Ирана и северного Афганистана	4	4	4	3—4	2—4	1	$4^1/_2$	4	4	
б) prol. *siccorigidum* — грубоколосая пшеница районов необеспеченной богары	4	4	4	3—4	3—4 (1)[в]	1	4	4	4	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
в) prol. *rigidum* — грубоколосая пшеница, возделываемая на поливных землях Средней Азии, Ирана и северного Афганистана	4	4	4	3—4	2—4	1	$3^1/_2—4^1/_2$	4	4	
г) prol. *khoresmicum* — хорезмская (хивинская) мягкая пшеница преимущественно с колосом типа *inflatum* . . .	4	4	4	4	1—3	1	4	4	4	
д) prol. *pamiro-badakschanicum* — памиро-бадахшанская яровая пшеница, включая формы *eligulatum*	4	3—4	4	4 (3)	3—4	1	4	4	3—4	
е) prol. *kaschgaricum* — кашгарская мягкая пшеница	4	4	4	4	1—3 (4)	1	$3^1/_2—4^1/_2$	4	4	
ж) prol. *nachitschevanicum*— нахичеванская мягкая пшеница	3 (4)	4	4	4	1—3	1—2	4	4	4	
2) subsp. *indicum* — индийская мягкая пшеница:										
а) prol. *indostanicum* — индостанская мягкая пшеница, распространенная главным образом в Северной Индии, представленная преимущественно яровыми формами . . .	2—3 (4)	2—3 (4)	3—4	3—4	3 (4)	1	$2—4^1/_2$	3—4	3—4	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
б) prol. *kaschmiricum* — кашмирская мягкая пшеница: представлена преимущественно озимыми формами	3—4	3 (4)	3—4	4 (3)	3—4 (1)	1	3—4			
в) prol. *belujistanicum* — белуджистанская мягкая пшеница, по типу промежуточная между ирано-туркестанской и индийским подвидом . . .	2—3 (4)	2—3 (4)	3—4	4 (3)	—	1	$3^1/_2$—4	3—4	4	
3) subsp. *sinicum* — китайская мягкая пшеница, возделывается в Китае и Монголии:										
а) prol. *septentrionale-sinicum* — северокитайская мягкая пшеница.	1—2 (4)	3—4 (2)	3—4	3—4	2—4	1[а]	2—4	4	4	
б) prol. *medio-sinicum* — среднекитайская пшеница	1—2 (3)	1—2 (3—4)	3—4	3—4	1—2 (3)	1[б]	2 (3—4)	4	4	
в) prol. *meridionale-sinicum* — южнокитайская мягкая пшеница.	1—3	1—2 (3)	3—4	3—4	2—3	1[б]	2—$3^1/_2$	4	4	
г) prol. *japonicum* — японская мягкая пшеница . .	2—3	2—3	4	3—4	2—3	1	3—4	3	3	
д) prol. *mongolicum* — внутреннемонгольская оазисная мягкая пшеница	4	4	4	4	1—4	1	4	4	4	
4) subsp. *eurasiaticum* — евразийская мягкая пшеница; наиболее распро-										

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Cholorops taeniopus
страненный подвид, широко возделываемый в Европе, Северной Азии, в Северной и Южной Америке, Австралии и Южной Африке:										
а) prol. *anatolicum* — внутреннеанатолийская мягкая пшеница	4 (2)	2—3	4	4 (3)	2—3 (4)	1	3—4	3	3—4	
б) prol. *syriacum* — сирийская мягкая пшеница . .	4 (1)	2 (4)	4	3—4	2—3[a]	1	3—4	3	3—4	
в) prol. *oasiculum* — мягкая пшеница оазисов Сахары	4	4	4	—	—	—	4			
г) prol. *armeno-xerophytum* — армянская ксерофильная мягкая пшеница, типичным представителем которой являются безостые, опушенные формы Галгалос	4	4 (3)	4	3—4	1—3	1—2	3—4	3—4	4	
д) prol. *aestivo-montano-caucasicum*:										
секция 1 — яровые формы: среди них своеобразная группа *persicoides* по морфологии колоса, по вегетативным признакам сходная с *T. persicum*, преимущественно представленная										

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
остистыми, реже безостыми формами. .	3—4 (2)	2—3 (4)	4	3—4	2—3	—	3—4 (2)	2	3	2
секция 2 — кавказские прабанатки — мягкие остистые озимые пшеницы, напоминающие по строению колоса и по вегетативным признакам степные банатки, распространены в предгорьях Северного Кавказа и в горных степях Кавказа	3—4	2—3	3—4	3—4	1—4	1	4	—	3—1	
е) prol. *dolis-puri* — местные сорта озимой мягкой пшеницы горных районов Грузии и Азербайджана, возделываемые на высоте от 500 до 1500 м над ур. м , по признакам колоса и легкому обмолоту похожие на *T. persicum*, широко распространенные от Сурамского перевала до Закатальского округа; встречаются в культуре в горных районах Армении .	3—4	2—3 (4)	4	3—4 (1)	1—2	1	4	—	3	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
ж) prol. *caspicum* — предгорная азербайджано-дагестанская мягкая пшеница. Сюда относятся своеобразные плотноколосные (semi-compactum) остистые мягкие озимые пшеницы, засоряющие озимую твердую пшеницу, по вегетативным признакам, в особенности по колосу, напоминающие дагестанскую озимую *T. durum*	2—3	2	4	4 (3)	1—2	1—2	4			
з) prol. *apscheronicum* — апшероно-муганская засухоустойчивая озимая остистая мягкая пшеница (типичный ксерофит)	4	4	4	4	4	1	4			
и) prol. *stepposum* — степная мягкая озимая и яровая пшеницы:										
секция 1 — озимые остистые степные банатки (sec. *Banat*):										
gr. *eu-stepposum* — банатки собственно степной зоны	3—4	2—4	3—4	2—4 (1)	1—4	1—2	3¹/₂	2—3	2—3	
gr. *silvo-stepposum* — банатки лесостепной зоны	3—4	2—4	3¹/₂—4	2—4	1—4	1—2	3¹/₂—4	2—3	2—3	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
секция 2 — степные мягкие яровые пшеницы (sec. *aestivo-stepposum*): gr. *russak* — остистые степные яровые пшеницы типа русака	4 (1)	2—$3^1/_2$	4	3—4	2—4	1—2	3—4 (2)	2—3	2—3	
gr. *poltavka* — безостые степные яровые пшеницы типа полтавки, возделываются в лесостепной зоне . . .	2—4	1—4	4	3 (1)	2—4	1	3—4 (2)	2—3 (1)	2—3	
к) prol. *boreale* — североевропейская пшеница, распространенная преимущественно в лесной и лесостепной зонах Европы:										
секция 1 — озимая безостая мягкая пшеница типа сандомирки (sec. *sandomirka*):										
gr. сандомирки западных районов, возделываются главным образом в Польше, в северо-западных областях европейской части СССР										

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
и в Белоруссии, отличаются исключительной зимостойкостью	4	3—4	4	3—4 (1)	2—4 (1)	1	4 (3)	2—3	2 3	
gr. сандомирки восточных районов, распространенные главным образом в приволжских районах: сюда относятся, например, сорта 329 и 1060/10 Саратовской станции, отличающиеся исключительной морозостойкостью	4	3—4	4	4 (2)	2—4	1	4 (3)	2	2—3	
секция 2 — яровые местные и селекционные сорта северной лесной полосы Европы (sec. *aestivo-boreale*)	3—4	3—4	4	3—4	2—4 (1)	1	3—4	1—2	2—3	
л) prol. *orientale-sibiricum* — восточносибирские яровые пшеницы, сюда относятся пшеницы северной Монголии	4	4	4	3—4	2—4 (1)	1	4	1—2	3	
м) prol. *meridionale-europaeum* — южноевропейская крупнозерная пшеница, особенно распространенная в Ломбардии	3—4 (1)	$2^1/_2$—4	4	3—4	2—4	1—2	2—4	3	2—3	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
н) prol. *ibericum* — внутреннеиспанская пшеница, с выполненной соломиной или с утолщенными стенками соломины	2—3	2—4	4	3 (4,1)	1—3	1	$2^1/_2$—3(4)	2	2 (1)	
о) prol. *alpinum* — альпийская местная группа озимых и яровых сортов мягкой горной пшеницы . .	4 ($3^1/_2$)	3—4	4	3—4	3—4 (2)	1	3—4	3	3	
п) prol. *occidentale-europaeum* — западноевропейская группа:										
секция 1 — аборигенные озимые и яровые сорта Западной Европы	4 (3)	4 (3)	4 (3)	3—4	2—4	1	3—4	2	3	
секция 2 — скандинавские местные озимые пшеницы, часто представленные разновидностью *velutinum*, известные под названием Sammetweizen	3—4	3—4	4	4	2—4	1	3—4	1—2	2—3	
секция 3 — селекционные западноевропейские сорта скверхеды и диккопфы	3—4($2^1/_2$)	2—4	3—4	3—4	2—3	1	3—4	2	3	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
р) prol. *hybrido-canadense* — яровые селекционные сорта канадской пшеницы (Маркиз, Престон, Гарнет, Риджент, Гурон, Рэби и др.), полученные от скрещивания европейского и индийского подвидов мягких пшениц . .	2—4	2—4	3—4$^{1}/_{2}$	3—4 (2)	2—4 (1)[д]	1	2—4	2	3	
с) prol. *hybrido-australiense* — гибридная австралийская группа селекционных сортов (исключительно безостых), полученных от скрещивания европейского и индийского подвидов	2—4 (1)	3—4	3—4	2—4	2—3 (4)	1	2—4	1—2	1—3	
подгруппа Южной Африки	2—3	3—4	3—4	2—4	2	1	4	1—3	1—3	
т) prol. *hybrido-argentinum* — гибридная аргентинская группа, преимущественно представленная яровыми пшеницами, выведенными от скрещивания внутреннеиспанской мягкой пшеницы с китайским подвидом .	2—3 (1)	2—3 (1)	4	3—4 (1)	2—3 (1)	1	2—4	2—3	1—3	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor	зеленоглазка Chlorops taeniopus
у) prol. *hybrido-italicum* — гибридная итальянская группа, полученная от скрещивания евразийского подвида prol. *meridionale-europaeum* с подвидом китайской пшеницы; сюда относятся сорта: Ардито, Карлотта, Стрампелли, Монта и др. . . .	2—4	2—3	3—4	3—4	1—4	1	2—4	—	2—3	
ф) prol. *hybrido-vilmorenianum* — вильмореновская гибридная группа озимой пшеницы, распространенная в культуре главным образом во Франции и Бельгии . .	3 (4)	3—4	3—4	4	2—4	1	2—4	2	3	
х) prol. *hybrido-stepposum* — гибридная степная группа озимых пшениц, полученных от скрещивания банаток с западноевропейскими скверхедами .	2—4	3—4 (2)	4	2—4	2—4 (1)	1	4	2—3	2—3	
гибриды 28-хромосомные и 42-хромосомные (Marquillo, Thatcher, Hope, Doublecrosse)	1—3	1—3	3—4	1—3	1—2	—	2—4	1—3	1—3	

Таблица 1 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня			Мучнистая роса *Erysiphe graminis*	Мухи		
	бурая *Puccinia triticina*	желтая *Puccinia glumarum*	стеблевая *Puccinia graminis*	твердая *Tilletia tritici*	пыльная *Ustilago tritici*	стеблевая *Urocystis tritici* (закавказские расы)		шведская Oscinella frit	гессенская Phytophaga destructor.	зеленоглазка Chlorops taeniopus
5) subsp. *abyssinicum* — мягкие яровые пшеницы, Абиссинии и горной Эритреи, по колосу и вегетативным признакам уподобляются *T. durum abyssinicum*, *T. turgidum abyssinicum*, среди которых они обычно встречаются как примесь . .	3—4 (2)	4 (2)	4	4	1—2 (4)	1	4	3	3	
сюда же относится низкорослая скороспелая аравийская мягкая остистая яровая пшеница	3—4	2—3	3—4	3—4	1—2 (4)	1	4	3—4	4	

Примечания. В этой и последующих таблицах приняты следующие обозначения: 1 — очень слабая поражаемость, 2 — слабая, 3 — средняя, 4 — сильная. Отметки в скобках указывают на редкость данной реакции. Отметки поражаемости приводятся по данным за период с 1911 по 1939 г. в условиях Московской, Ленинградской и Воронежской областей, Северного Кавказа, Закавказья, Украины и Средней Азии. Исследования по устойчивости к грибным заболеваниям проведены Н. И. Вавиловым, Е. И. Николаенко, В. С. Зеленецким, М. Ф. Летовой, С. П. Зыбиной. Устойчивость к мухам определена П. Г. Чесноковым. Обычно дикие однозернянки представлены озимыми формами, изредка, например в Анатолии в вилайете Адана, встречаются яровые однозернянки.

а — сильное поражение на Северном Кавказе; б — на Северном Кавказе поражение сильнее, чем на севере, что, возможно, связано с различием северных и южных рас твердой головни; в — при искусственном заражении на севере местными расами головни процент поражения, как правило, меньше, чем на юге; г — в Китае мягкие и карликовые пшеницы сильно поражаются расами стеблевой головни, отличными от советской закавказской стеблевой головни; д — на севере поражается слабее.

странах. Далее подробно изучено отношение видов и сортов пшеницы к мучнистой росе, шведской и гессенской мухам, зеленоглазке.

В настоящее время нами выделяется 15 видов пшеницы, распределяемых в три группы по числу хромосом, чему соответствует и генетическая дифференциация этих видов, трудность скрещиваний и весь комплекс морфо-физиологических свойств.

К 14-хромосомным видам относятся:

I. *T. boeoticum* Boiss. s. l. — дикие однозернянки.
II. *T. monococcum* L. — культурные однозернянки.

К 28-хромосомным видам относятся:

III. *T. dicoccoides* Koern. s. l. — дикие двузернянки.
IV. *T. timopheevii* Znuk.
V. *T. dicoccum* (Schübl.) Schrank s. l.
VI. *T. turgidum* L. s. l.
VII. *T. durum* Desf. s. l.
VIII. *T. polonicum* L.
IX. *T. persicum* Vav.

К 42-хромосомным видам относятся:

X. *T. macha* Dek. et Men.
XI. *T. spelta* L. — настоящие полбы.
XII. *T. vavilovianum* Jakub.
XIII. *T. compactum* Host.
XIV. *T. sphaerococcum* Perc.
XV. *T. vulgare* Vill.

Общее число видов и подвидов, на которые подразделяются отдельные виды, определяется 37. Наиболее широко расселившиеся виды и подвиды в свою очередь подразделяются на эколого-географические группы (proles), характеризующиеся единством своего экологического облика. Эколого-географическая классификация пшеницы была сопряжена со значительными трудностями в силу большого разнообразия как видов, так и составляющих их более дробных эколого-географических единиц. Как селекционные, так и местные сорта объединены определенными эколого-географическими группами или секциями. Большое внимание было уделено новейшим гибридным сортам Канады, Австралии, Аргентины и Италии, которые выделены в особые группы по комплексу признаков.

Интерес данной классификации обусловливается в значительной мере тем, что с ограничениями и упрощениями она применима и ко многим другим старосветским травянистым культурным растениям, у которых эволюция проходила на одной и той же территории.

Наиболее распространенными болезнями в условиях Советского Союза являются бурая и желтая ржавчина, твердая и пыльная головня, мучни-

стая роса. Нередко также пшеницы сильно поражаются гессенской и шведской мухами. Реже пшеницы поражаются стеблевой ржавчиной, зеленоглазкой. Поражение стеблевой головней приурочено исключительно к Азербайджану.

Исследование иммунитета охватывает 29-летний промежуток времени. Особенно подробные наблюдения проведены в условиях Ленинграда, Москвы, Северного Кавказа, Дагестана. При просмотре данных, сведенных к четырехбалльной шкале, прежде всего бросается в глаза резко выраженный комплекс иммунитета культурных и диких видов пшеницы, характеризующихся 14 хромосомами (однозернянки), в самых разнообразных условиях испытания. В отношении к самым различным заболеваниям однозернянки выделились резко своим комплексным иммунитетом и несомненно представляют крайний вариант пшениц в этом отношении, как бы аккумулятор комплексного иммунитета. При этом иммунитет охватывает отношение к самым разнообразным физиологическим расам.

В то же время впервые широко привлеченный материал, собранный из мало изученных горных районов, где сохранилась реликтовая культура однозернянок, показал, что в соответствии с наличием особых эндемичных групп мы имеем некоторое различие в степени иммунитета. Отдельные эколого-географические группы однозернянок все же отличаются сравнительной восприимчивостью. Так, например, в нагорном Карабахе, расположенном между Арменией и Азербайджаном, где до сих пор местное население возделывает однозернянки, обнаружены формы, сравнительно восприимчивые к твердой головне. Относительной восприимчивостью характеризуются также и северокавказские однозернянки. В последние годы М. Г. Туманяном в засушливых районах южной Армении обнаружен новый подвид или вид 14-хромосомных диких пшениц, названных им *T. urartu* Thum. К удивлению, по испытаниям как в самой Армении, так и в условиях Москвы и Ленинграда этот вид оказался сравнительно восприимчивым к желтой ржавчине, тем самым иллюстрируя, что в пределах диких и культурных однозернянок наблюдается известная амплитуда наследственной изменчивости в отношении иммунитета при общем резко выраженном комплексном иммунитете в отношении почти всех пшеничных инфекционных заболеваний, в том числе шведской и гессенской мух.

Дикие двузернянки (*T. dicoccoides*), распространенные в Армении, Сирии и Палестине, в целом отличаются стойкостью к комплексу заболеваний, не менее резко выраженной, чем у однозернянок.

Переходя к широко распространенной в культуре группе 28-хромосомных возделываемых пшениц, занимающих приблизительно около 10% всех посевов пшеницы и в особенности представленных так называемой твердой пшеницей, мы встречаем здесь особенно большое многообразие

как видов, подвидов, так и эколого-географических групп в смысле их физиологической и морфологической характеристики.

Резюмируя вкратце итоги исследований по иммунитету пшеницы, мы прежде всего констатируем, в соответствии с цитогенетическими данными, обнаружившими обособленность пшеницы Тимофеева, разительный иммунитет этого вида ко всему комплексу заболеваний. Этот небольшой вид, сохранившийся в культуре в Западной Грузии, к северу от Кутаиса, выделяется своей удивительной стойкостью решительно ко всем болезням пшеницы, не отличаясь в этом отношении от однозернянок. Выработка иммунитета, вероятно, обусловлена, помимо генетической обособленности, также и тем, что этот вид приурочен к теплым влажным районам Западной Грузии, благоприятным для поражения различными заболеваниями.

Виды *T. dicoccum*, *T. turgidum*, *T. durum*, *T. polonicum*, *T. persicum* в целом характеризуются относительной стойкостью к комплексу заболеваний. Несмотря на огромное разнообразие морфологических и физиологических признаков в смысле засухоустойчивости, длины вегетационного периода, количественных выражений признаков — размеров зерна, колоса, есть известное единство этой группы, подтверждаемое и генетическими данными. Все эти разнообразные виды, как правило, при скрещивании между собой дают плодовитые гибриды. Иммунитет в данной группе видов выражен менее резко, чем у однозернянок, но все же здесь преобладают формы с комплексным иммунитетом. В то же время здесь в еще более резкой степени, чем у однозернянок, выявляются отдельные эколого-географические группы, выделяющиеся значительной восприимчивостью как к отдельным заболеваниям, так и к их комплексу. Так, по чрезвычайной восприимчивости к желтой и бурой ржавчине, твердой головне и мучнистой росе резко выделяются иранские и марокканские двузернянки, из последних в особенности формы, приуроченные к засушливым районам Марокко. Весьма восприимчивы египетские твердые пшеницы и, обратно, выделяются сравнительной стойкостью средиземноморские твердые пшеницы, грузинские, китайские озимые твердые пшеницы, китайские безостые твердые пшеницы. Комплексный иммунитет и средняя восприимчивость представляют господствующее явление. Исключения проявляются в отношении отдельных видов болезней, как стеблевая ржавчина, поражения гессенской и шведской мухами. Во всяком случае, имеются многие сорта и целые эколого-географические группы, в значительной мере устойчивые к поражению большинством болезней пшеницы.

Группа 42-хромосомных видов пшениц в целом выявляет наибольшую восприимчивость как к отдельным видам, так и к комплексу различных паразитических заболеваний. Самые восприимчивые виды и эколого-географические группы сортов среди пшениц относятся именно к этой

генетической группе. Среди нее имеются виды, выделяющиеся разительной восприимчивостью. Таков, например, *T. vavilovianum*, эндемичный для засушливых районов Армении, поражаемый в условиях степной, лесостепной и лесной зон СССР почти всеми рассматриваемыми заболеваниями, за исключением закавказской стеблевой головни и зеленоглазки. Из карликовых пшениц (*T. compactum*) комплексной восприимчивостью характеризуется группа сирийских и армяно-анатолийских пшениц. Особенно восприимчивы формы Средней Азии, включая как хорезмскую, так и памиро-бадахшанскую группы. Из мягких пшениц весь подвид ирано-туркестанской пшеницы, представленный огромным разнообразием форм, охватывающий обширные территории как Средней Азии, так и Внутреннего Ирана, Афганистана, Кашгарии, в целом выделяется своей восприимчивостью к грибным заболеваниям, а также к поражению шведской и гессенской мухами. Сравнительно поражаемой является также группа степных и яровых пшениц, распространенная как в степной, так и в лесостепной и лесной зонах европейской и азиатской частях СССР и примыкающих к нему государств. Особенно в этом отношении выделяются местные сорта, хотя и многие селекционные сорта требуют значительного повышения иммунитета. В общем, значительной восприимчивостью к бурой и желтой ржавчине характеризуется группа сандомирок — безостых мягких пшениц, широко распространенных в лесной и лесостепной зонах Средней Европы и северо-западных районах европейской части СССР. Чрезвычайной восприимчивостью характеризуется среди китайского подвида монгольская эколого-географическая группа, свойственная Внутренней Монголии. Значительной восприимчивостью характеризуется также и пшеница Восточной Сибири и Северной Монголии.

В то же время и в пределах мягкой пшеницы и близкой к ней карликовой пшеницы обнаружены замечательные по комплексному иммунитету сорта и эколого-географические группы, охватывающие огромное разнообразие местных и селекционных сортов. Прежде всего в этом отношении выделяются пшеницы средних и южных увлажненных районов Китая, среди которых обнаружено большое число местных сортов, обладающих резко выраженным иммунитетом к бурой и желтой ржавчине. Эти пшеницы также сравнительно устойчивы и к другим заболеваниям в условиях СССР. Сравнительной стойкостью к ржавчине и другим заболеваниям отличаются многие формы Северной Индии. Из местного европейского материала особый интерес представляют аборигенные европейские сорта, свойственные Ломбардии, южной Франции и Испании.

Новейшая работа в области гибридизации, в особенности в Канаде, США, Австралии, Аргентине и Италии, привела к созданию форм, устойчивых к отдельным видам паразитов или к большому комплексу наиболее распространенных физиологических рас бурой и желтой ржавчины. Эти сорта, нередко сочетающие в себе вместе с иммунитетом большую

продуктивность, неполегаемость, высокое качество зерна, несомненно заслуживают самого широкого внимания для улучшения наших советских местных и селекционных сортов.

Больше всего устойчивых сортов, притом нередко с резко выраженным иммунитетом, обнаруживается в отношении желтой ржавчины. Бо́льшая часть видов нацело иммунна к этому заболеванию. Больше того, даже среди 42-хромосомных пшениц половина изученных нами сортов (в общем около 5000) оказалась в большей или меньшей степени иммунной к этому виду ржавчины. Меньше устойчивых форм в отношении бурой ржавчины. Подавляющее большинство видов и сортов пшеницы сильно поражается стеблевой ржавчиной в условиях, благоприятных для заражения. При запаздывании с посевами обычно самые разнообразные сорта и виды пшеницы сильно поражаются этим видом ржавчины. Резко выраженный иммунитет выявляется в отношении узкоспециализованной мучнистой росы.

Как уже указывалось выше, в отношении стеблевой головни мы имели дело только с особой географической расой, свойственной горным районам Азербайджана, преимущественно поражающей 28-хромосомные виды. Мягкие пшеницы во всем их разнообразии, как правило, не поражаются закавказской стеблевой головней.

На примере пшеницы можно наблюдать, что, несмотря на многообразие видов, большую творческую селекционную работу, огромное количество местных и селекционных сортов все же в распределении иммунитета и восприимчивости выявляет определенные правильности, именно связь той или иной реакции видов или групп сортов со степенью специализации, с генетической и эколого-географической дивергенцией видов. Наглядно видна значимость комплексного иммунитета, или обратно, комплексной восприимчивости и связи восприимчивости в особенности с районами, где отсутствуют необходимые условия для развития паразитов, как например засушливые районы Средней Азии и примыкающих к ней областей, отличающиеся пониженной влажностью воздуха.

ОВЕС

Главнейшими заболеваниями культурных овсов являются корончатая и стеблевая ржавчина, пыльная головня, мучнистая роса и поражение шведской мухой. Так же как и пшеницы, овсы в своей эволюции подвергались резкой генетической дивергенции. Так же как пшеницы, они делятся на три цитогенетические группы видов по числу хромосом: 14-, 28- и 42-хромосомные виды. Хотя и не в столь резкой форме, как у пшениц, но и здесь проявляется основная правильность связи распределения иммунитета с генетической дивергенцией видов. Наиболее восприимчивые культурные и дикие формы относятся к 42-хромосомным

видам. Крайние варианты по устойчивости к корончатой и стеблевой ржавчине, к пыльной головне и мучнистой росе принадлежат к малохромосомным видам. Поведение видов не столь резко выражено, как у пшениц, ибо наряду с генетической дивергенцией вмешивается экологический момент, и отдельные виды, подвиды и эколого-географические группы малохромосомных видов, которые по своему генетическому положению должны были бы быть иммунными, являются сравнительно восприимчивыми. Так, например, в пределах *Avena strigosa* нами обнаружены как поражаемые, так и непоражаемые группы. 28-хромосомные виды абиссинских диких и сорнополевых овсов оказались сравнительно весьма восприимчивыми к пыльной головне и к ржавчине.

Совершенно определенно выявляется роль различной специализации паразитов. Стеблевая ржавчина овса менее специализована и, соответственно, менее разборчива в отношении сортовых отличий. Гораздо больше стойких форм найдено в отношении к корончатой ржавчине и мучнистой росе. Обычные европейские сорта овса, возделываемые в степной, лесостепной и лесной зонах, к котóрым относится большинство стандартных сортов, как шведские селекционные сорта Победа, Золотой дождь, Лигово 2, германский Лейтевицкий овес, советский стандартный овес А-315 и др., являются восприимчивыми ко всем основным заболеваниям культурных овсов и, следовательно, нуждаются в соответствующем повышении иммунитета. Больше всего иммунных форм *A. sativa* обнаружено среди южноевропейских и особенно озимых западноевропейских групп. Стойкие формы встречаются и среди степных европейских групп.

Из 42-хромосомных видов по иммунитету особенно выделяется *A. byzantina*, относящийся к средиземноморской группе. Типичные средиземноморские формы, составляющие особую эколого-географическую группу овсов, отличаются замечательным комплексным иммунитетом к корончатой ржавчине, головне, мучнистой росе и к поражению шведской мухой, составляя, по существу, близкую генетически группу к культурным овсам европейским (*A. sativa*), с которыми они дают плодовитые гибриды. Тем не менее экологически средиземноморские овсы составляют своеобразную группу как по иммунитету, так и по другим физиологическим свойствам.

Значимость экологической дифференциации в выявлении реакции иммунитета особенно резко сказывается на *A. byzantina*. В то время как типичные средиземноморские овсы отличаются резко выраженным групповым иммунитетом, местные сорта, принадлежащие к тому же виду, но распространенные в Марокко, Анатолии и Индии, составляющие особые эколого-географические группы, как показали наши опыты, характеризуются значительной восприимчивостью к большинству заболеваний овса. По-видимому, это объясняется тем, что отсутствие оптимальных условий для развития паразитов в сухих районах Марокко, Анатолии

Таблица 2

Поражаемость видов, подвидов и эколого-географических групп культурного, сорнополевого овса и овсюгов ржавчиной, головней, мучнистой росой и шведской мухой

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина: корончатая — *Puccinia coronifera*	Ржавчина: стеблевая — *Puccinia graminis*	Головня — *Ustilago avenae*	Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	Шведская муха — Oscinella frit
14-хромосомная группа					
Дикие виды					
I. *Avena clauda* prol. *sicco-transcaucasicum* — восточнозакавказская группа	3	4	3—4	2—3	
II. *A. pilosa* prol. *sicco-transcaucasicum* — восточнозакавказская группа	3	4	3—4		
III. *A. hirtula*:					
а) prol. *ibericum* — пиренейская группа	1—2	3—4	1	1—2	
б) prol. *maroccanicum* — марокканская группа	2	3—4	1	1—2	
в) prol. *palestinicum* — сирийско-палестинская группа	2—3	3—4	1	1—2	
Сорнополевые и возделываемые виды					
IV. *A. strigosa*:					
а) prol. *ibericum* — североиспанская группа	1—3	2—4	1—2	1—4	2
б) prol. *occidentale-europaeum* — западноевропейская группа	1—3	3—4	1	2—3	2
в) prol. *anglicum* — английская группа	3—4	4	3—4	3—4	2
V. *A. brevis*:					
а) prol. *portugalicum* — северопортугальская группа	1—3	3—4	1	2—3	4
б) prol. *occidentale-europaeum* — западноевропейская группа	3	4	1—2	1	3
в) prol. *anglicum* — английская группа	3—4	3—4	1—3	1—3	
VI. *A. nudi-brevis*:					
а) prol. *occidentale-europaeum* — западноевропейская группа	3	4	3	3	3
б) prol. *anglicum* — английская группа	3	4	3—4	3—4	

Таблица 2 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина		Головня — *Ustilago avenae*	Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	Шведская муха — Oscinella frit
	корончатая — *Puccinia coronifera*	стеблевая — *Puccinia graminis*			
28-хромосомная группа					
Дикие и сорнополевые виды					
VII. *A. barbata*:					
а) prol. *mediterraneum* — средиземноморская группа	1—2	3—4	1	2	
б) prol. *irano-turkestanicum* — ирано-туркестанская группа	3—4	4	3—4 *	3	
VIII. *A. wiestii*:					
prol. *caspicum* — восточнокавказская группа	—	4	3—4	—	
IX. *A. vaviloviana*:					
prol. *aethiopicum* — абиссинская группа	3—4	4	3—4	3—4	
X. *A. abyssinica*:					
prol. *aethiopicum* — абиссинская группа	4	4	3—4	4	4
42-хромосомная группа					
Дикие и сорнополевые виды					
XI. *A. fatua* s. l.:					
1) subsp. *septentrionalis* — северный подвид	4	4	4	4	
2) subsp. *fatua* (*A. fatua* s. str.):					
а) prol. *stepposum* — степная группа	4	4	4	4	3—4
б) prol. *irano-turkestanicum* — ирано-туркестанская группа	4	4	4	4	
3) subsp. *meridionalis* — южный подвид	4	4	4	4	
4) subsp. *cultiformis* — толстоплодные сорные овсюги	3—4	4	4	4	4
XII. *A. ludoviciana*:					
а) prol. *meridionale* — южноевропейская группа	4	4	4	4	
б) prol. *irano-turkestanicum* — ирано-туркестанская группа	4	4	4	4	4
XIII. *A. trichophylla*:					
prol. *antasiaticum* — переднеазиатская группа	2—3	4	3	3	
XIV. *A. sterilis*:					
prol. *mediterraneum* — средиземноморская группа	1—4	3—4	1—3	1—3	

Таблица 2 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина: корончатая — *Puccinia coronifera*	Ржавчина: стеблевая — *Puccinia graminis*	Головня — *Ustilago avenae*	Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	Шведская муха — Oscinella frit
Культурные виды					
XV. *A. sativa*:					
а) prol. *caucasicum* — кавказская высокогорная группа	4	4	4	4	2—3
gr. *iranicum* — иранская подгруппа	4	4	4	4	4
б) prol. *caspicum* — предгорная дагестано-азербайджанская группа	3	3—4	3	3—4	3—4
в) prol. *anatolicum* — внутренняя анатолийская группа	4	4	4	4	3
г) prol. *ponticum* — припонтийская группа	3—4	4	3	3	3
д) prol. *anatolicum-orientale* — восточноанатолийская группа	4	4	4	3	
е) prol. *ibericum* — центральноиспанская группа	2—4	4	4	3	4
ж) prol. *occidentale-europaeum hiemale* — западноевропейская озимая группа	1—3	2—4	3—4	3	
з) prol. *meridionale-europaeum* — южноевропейская группа	2—4	3—4	2—4	2—4	2—4
gr. *macedonicum* — македоно-фессалийская подгруппа	3—4	4	1—3	2—3	3—4
и) prol. *germanicum montanum* — германская горная группа (тип Лейтевицкого овса)	3—4	4	3—4	3—4	2—4
к) prol. *alpinum* — альпийско-тирольская группа	3—4	4	4	4	2—4
gr. *italicum* — итальянская подгруппа (одногривый овес)	4	4	4	4	
л) prol. *occidentale-europaeum* — западноевропейская группа:					
gr. *typicum* — пробштейский тип	3—4	4	3—4	2—4	3—4
gr. *europaeum unilateralis* — одногривый овес	4	4	4	4	4
gr. *europaeum nudum* — голозерный европейский овес	4	4	4	4	4
м) prol. *anglicum* — английская группа (тип Potato)	3—4	4	3—4	4	4
н) prol. *scandinavicum* — скандинавская группа:					
gr. *prope-scandinavicum* — собственно скандинавская (различных окрасок)	3—4	4	1—4	3—4	2—4

Таблица 2 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина		Головня — *Ustilago avenae*	Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	Шведская муха — Oscinella frit
	корончатая — *Puccinia coronifera*	стеблевая — *Puccinia graminis*			
gr. *suecicum* — шведский чернозерный овес.	3—4	4	3—4	2—4	1—2
gr. *fenicum* — финский гибридный овес	3—4	4	3—4	2—4	4
gr. *danicum* — датский верещатниковый овес	3—4	4	4	3	2—3
о) prol. *stepposum* — лесостепная европейская группа:					
gr. *prope-stepposum* — собственно степная подгруппа	2—4	2—4	2—4	4	3—4
gr. *silvo-stepposum* — лесостепная европейская подгруппа	3—4	3—4	3—4	4	4
gr. *sibiricum occidentale* — западносибирская подгруппа	4	4	4	4	4
п) prol. *speltoides-volgense* — волжская полбяная группа	4	4	4	4	2—4
р) prol. *boreale-rossicum* — русская северная группа:					
gr. *typicum*	4	4	4	4	2—3
gr. *rossicum unilateralis* — одногривый овес	4	4	3—4	4	4
с) prol. *sino-mongolicum* — китайско-монгольская группа:					
gr. *nuda* — голозерный овес . . .	4	4	4	4	4
gr. *communis* — обыкновенный пленчатый овес	4	4	4	4	2—4
т) prol. *sibiricum orientale* — восточносибирская группа	4	4	4	4	4
XVI. *A. byzantina*:					
а) prol *mediterraneum* — средиземноморская группа	1—3	3—4	1—2	1—3	2
б) prol. *syriacum* — сирийско-палестинская группа	2	3—4	1	1—2	4
в) prol. *occidentale-anatolicum* — анатолийская юго-западная группа . .	3	4	1	3	3—4
г) prol. *orientale-anatolicum* — анатолийская юго-восточная группа .	4	4	4	3	3—4
д) prol. *maroccanum* — марокканская горная группа	4	4	1	4	4
е) prol. *indicum* — индийская группа, скороспелая	2—3	3—4	4	3—4	4

Примечание. Данные по отношению к грибным заболеваниям приводятся по исследованиям Н. И. Вавилова и А. И. Мордвинкиной, данные по шведской мухе — по исследованиям П. Г. Чеснокова. Период наблюдений с 1911 по 1939 г. Звездочкой обозначены формы, у которых заражаются только тычинки.

и Индии свело на нет роль отбора и привело, соответственно, к восприимчивости данных овсов в условиях оптимальной инфекции. Возможно, что отдельные, резко отличные по иммунитету группы в дальнейшем, при более углубленном генетическом исследовании, окажутся заслуживающими более резкого ботанического обособления.

ЯЧМЕНЬ

Ячмень в отличие от пшеницы и овса составляет более узкую генетическую группу. Дикие виды *H. spontaneum* и недавно описанный для Западного Тибета сорнополевой вид *H. agriocrithon* генетически весьма близки к возделываемым ячменям и дают с ними плодовитые гибриды. По реакции иммунитета дикие виды нерезко отличаются от культурных. Цитогенетически все возделываемые ячмени, так же как и два указанных диких вида, составляют единую группу, характеризующуюся 14 хромосомами. Резко обособленную категорию представляют разнообразные виды многолетних и однолетних диких видов рода *Hordeum*, распространенных в Старом и Новом Свете, но не дающих плодовитых гибридов с культурными ячменями. Эти ячмени, среди которых наибольшей известностью пользуются виды *H. jubatum*, *H. bulbosum*, *H. murinum*, *H. violaceum* и др., по существу представляют собой особую трибу. Во всяком случае, никому не удалось получить плодовитые гибриды между этими видами и культурными ячменями. Они лишь указывают на глубокую древность рода *Hordeum*, разорвавшегося в его эволюции между различными континентами.

Являясь древнейшей культурой на земном шаре, ячмень уже много тысячелетий тому назад при своем расселении с человеком из Передней Азии дифференцировался на эколого-географические группы в соответствии с условиями среды, культуры и направленностью естественного и искусственного отбора. Детальное изучение многообразия культурных ячменей позволило разбить их прежде всего на три подвида, именно: евразийский, абиссинский и китайско-японский.

Эти три подвида, хотя и резко разграниченные комплексом морфологических и физиологических признаков, все же еще обнаруживают значительное единство, скрещиваясь между собой, и лишь в отдельных сочетаниях выявляют частичное бесплодие (череззерницу). В соответствии с единством культурного ячменя и ближайших к нему диких родичей мы не имеем столь резко выраженной иммунологической обособленности, как у предыдущих двух культурных растений. Из трех установленных подвидов культурного ячменя комплексным иммунитетом к большинству инфекционных заболеваний отличается абиссинский подвид. Особенно это видно на примере отношения к желтой ржавчине, пыльной и твердой головне и мучнистой росе. В отношении ячменной

Таблица 3

Поражаемость видов, подвидов эколого-географических групп ячменя ржавчиной, головней, мучнистой росой, *Helminthosporium* и паразитическими мухами

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня		Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	*Helminthosporium gramineum*	Шведская муха — Oscinella frit, поражение		Зеленоглазка — Chlorops taeniopus
	ячменная — *Puccinia simplex*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*	пыльная — *Ustilago nuda*	твердая — *Ustilago hordei*			вегетативных органов	генеративных органов	
Дикие и сорнополевые ячмени										
I. *Hordeum spontaneum* — двурядный дикий ячмень:										
а) prol. *syriaco-palestinicum* — сирийско-палестинская группа	4	3—3$^1/_2$	4	3	—	3	—	1	2	
б) prol. *orientale-caucasicum* — восточнокавказская группа	2$^1/_2$	2$^1/_2$—3	4	—	—	2	—	2	1	
в) prol. *irano-turkestanicum* — ирано-туркестанская группа	4	3—5	4	3	3—4	2—4	3	4	2—3	
II. *H. agriocrithon* — шестирядный сорнополевой ломкий ячмень:										
prol. *tibetanicum* — западнотибетская группа	4	4	4	—	—	4	—	3		
Культурные ячмени										
III. *H. sativum* (s. l.):										
1) subsp. *eurasiaticum* — евразийский подвид культурного ячменя:										
а) prol. *syriaco-palestinicum* — сирийско-палестинская эколого-географическая группа:										

Таблица 3 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня		Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	*Helminthosporium gramineum*	Шведская муха — Oscinella frit		Зеленоглазка — Chlorops taeniopus
	ячменная — *Puccinia simplex*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*	пыльная — *Ustilago nuda*	твердая — *Ustilago hordei*			поражение вегетативных органов	поражение генеративных органов	
секция 1 — двурядные пленчатые	3—4 (2)	2—3	4	$2^1/_2$—$3^1/_2$ (1)	2	2—4	3	2—4	1—2 (3)	
секция 2 — шестирядные пленчатые	4	3—4 (2)	4	2—4	3—4	3—4	3	2—4	3—4	
б) prol. *centrale-anatolicum* — внутренняя анатолийская группа:										
секция 1 — двурядные пленчатые	4	4 (2—3)	4	3—4 (1)	2	3—4	1—3	1—2 (3)	1—3	2—3
секция 2 — двурядные голозерные	4	3—4	4	3—4 (2)	—	$3^1/_2$	1—2	3	3	3—4
секция 3 — шестирядные пленчатые	4	1—2 (3)	4	2—4 (1)	—	3—4	2	2—3	2—3	2—3
в) prol. *armeno-xerophytum* — армянская ксерофильная группа	3—4 (2)	2—3	4	3—4 (2)	—	2—$3^1/_2$	2	2	1—3 (4)	2
г) prol. *montano-caucasicum* — высокогорная кавказская группа (яровые формы):										
секция 1 — двурядные пленчатые (тип *nutans colchicum*)	3—4	3	4	2—3	—	3—4	3	2	2	2
секция 2 — двурядные голозерные дагестанские высокогорные . .	4	4	4	2—3	—	2—$3^1/_2$	4	4	1—3	3—4
секция 3 — шестирядные пленчатые	4	3—4	4	4	3—4	4	2—3	3—4	3—4	3

Таблица 3 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня		Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	*Helminthosporium gramineum*	Шведская муха — Oscinella frit, поражение		Зеленоглазка — Chlorops taeniopus
	ячменная — *Puccinia simplex*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*	пыльная — *Ustilago nuda*	твердая — *Ustilago hordei*			вегетативных органов	генеративных органов	
д) prol. *caspicum* — предгорная азербайджано-дагестанская озимая группа	3—4	2—3	4	2	—	2—3	2	2—3	1—2	3
е) prol. *montano-transcaucasicum* — горная грузинская группа (преимущественно озимые формы)	$3^1/_2$—4	3—$3^1/_2$(2)	4	2—4	—	4	—	2—3	1—$3^1/_2$	
ж) prol. *azerbaijanicum xerophytum* — азербайджанская ксерофильная группа (ареал: Апшеронский полуостров, Мугань)	3—4	2	4	2	—	—	2	1—2	2 ($3^1/_2$)	
з) prol. *ciscaucasicum* — предгорная северокавказская группа озимых ячменей .	4	$3^1/_2$	4	2	—	3—4	—	2	1—2	
и) prol. *irano-turkestanicum* — ирано-туркестанская группа:										
секция 1 — двурядные пленчатые	4	4	4	3—4	3—4	4 (3)	4	3—4	2—3	2—3
секция 2 — шестирядные пленчатые	4	4 (3)	4	1—4	3—4	3—4	4	3—4	3—4 (2)	2—4
к) prol. *pamiro-badakschanicum* — памиро-бадахшанская группа:										
секция 1 — шестирядные пленчатые	4	4 (3)	4	—	4	$2^1/_2$—$3^1/_2$	$3^1/_2$	3—4	4 (3)	3
секция 2 — шестирядные голозерные . . .	4	4	4	2	4	$2^1/_2$—$3^1/_2$	3	4	4 (2)	3

Таблица 3 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня		Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	*Helminthosporium gramineum*	Шведская муха — Oscinella frit		Зеленоглазка — Chlorops taeniopus
	ячменная — *Puccinia simplex*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*	пыльная — *Ustilago nuda*	твердая — *Ustilago hordei*			поражение вегетативных органов	поражение генеративных органов	
л) prol. *centrasiaticum montanum* — высокогорная центральноазиатская группа:										
секция 1 — шестирядные пленчатые	4	4	4	1—4	4	3—4	3	3—4	4	
секция 2 — шестирядные голозерные . . .	4	4	4	3	4	4	3	4	4	3
м) prol. *indicum* — индийская группа:										
секция 1 — двурядные пленчатые	4	—	—	1	—	2—4	—	—	2	
секция 2 — двурядные голозерные	—	4	—	—	—	3—4	—	—	3—4	
секция 3 — шестирядные пленчатые	4	3—4	4	1—2	—	2—3 (4)	3—4	—	4 (3)	
секция 4 — шестирядные голозерные . . .	4	4	4	3	—	1—4	3	—	4	3
н) prol. *orientale-sibiricum* — восточносибирская группа	3—4	4	4	2	—	3—4	3	2—3	2—3	2
о) prol. *mediterraneum* — средиземноморская группа:										
секция 1 — шестирядные пленчатые . . .	1—2 (3)	2—3 (1,4)	4	1—4	—	2—4	3—4	2—4	1—3 (4)	2—4
секция 2 — шестирядные голозерные . . .	3—4	2—$3^1/_2$	4	2—3	—	3—4	3	4	$3^1/_2$ (4)	3
п) prol. *graeco-macedonicum* — греко-македонская группа:										
секция 1 — шестирядные пленчатые	4	2—3 (4)	4	3—4	3	3—4	3	—	1—$2^1/_2$	

Таблица 3 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня		Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	*Helminthosporium gramineum*	Шведская муха — Oscinella frit, поражение		Зеленоглазка — Chlorops taeniopus
	ячменная — *Puccinia simplex*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*	пыльная — *Ustilago nuda*	твердая — *Ustilago hordei*			вегетативных органов	генеративных органов	
р) prol. *aegyptiacum* — египетская группа (сюда входят ранние кипрские сорта):										
секция 1 — шестирядные пленчатые	4 (3)	3—3$^{1}/_{2}$	3 (4)	3—4	3	1—2$^{1}/_{2}$	1—2	4	3—4	
секция 2 — шестирядные голозерные . . .	4	4	4	4	3	4	1—3	4	4	3
с) prol. *stepposum* — степная группа:										
секция 1 — двурядные пленчатые	3—4	3—4$^{1}/_{2}$	3—4	2—3	2—3	3—4	3	2	1	1—2
секция 2 — шестирядные пленчатые . . .	4 (3$^{1}/_{2}$)	4 (3)	3—4	2—3 (4)	2—3	3$^{1}/_{2}$—4	1—3	2—4	1 (1—3)	1—3
т) prol. *silve-stepposum* — лесостепная группа . . .	—	4	4	—	—	3—4	1—3	—	1 (4)	
у) prol. *occidentale-europaeum* — западноевропейская группа:										
секция 1 — двурядные пленчатые рыхлоколосые типа *nutans* пивоваренные ячмени, приуроченные главным образом к Средней Европе	4	3$^{1}/_{2}$—4 (2—3)	4	2—3 (1,4)	3	3—4	2—3	2—4	1	1—3
секция 2 — двурядные пленчатые плотноколосые типа *erectum* пивоваренные ячмени,										

Таблица 3 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня		Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	*Helminthosporium gramineum*	Шведская муха — Oscinella frit		Зеленоглазка — Chlorops taeniopus
								поражение		
	ячменная — *Puccinia simplex*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*	пыльная — *Ustilago nuda*	твердая — *Ustilago hordei*			вегетативных органов	генеративных органов	
с прочной соломой, распространенные главным образом в Англии, Дании, во влажных районах Германии, Финляндии, Латвии	3—4 (2)	4 (2—3)	4	2—3	3	3—4	2—3	3—4	1 (2)	1—3
секция 3 — шестирядные пленчатые (яровые и озимые) аборигенные (стародавние местные) сравнительно скороспелые с недостаточно прочной соломой, с зерном средней крупности	3—4	$3^1/_2$—4(3)	4	2—3	2—3	3—4	3	2—4	1—3	3
селекционные сорта высокорослые, с прочной соломой, крупными колосом и зерном . . .	3—4	4	4	2—3	2—3	3—4	3	2—4	1—3	3
тип маньчжурского ячменя	3—4	4 (3)	4	2—3	2—3	3—4	4	2—4	1—2 (3)	3
ф) prol. *boreale* — северная группа, приуроченная к европейской северной лесной области:										
секция 1 — шестирядные пленчатые (тип аборигенных ячменей) . .	3—4	$3^1/_2$—4 (2—3)	4	3—4 (1)	4	4	4	3—4	3—4 (1—2)	2—3

Таблица 3 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня		Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	*Helminthosporium gramineum*	Шведская муха — Oscinella frit		Зеленоглазка — Chlorops taeniopus
	ячменная — *Puccinia simplex*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*	пыльная — *Ustilago nuda*	твердая — *Ustilago hordei*			поражение вегетативных органов	поражение генеративных органов	
секция 2 — шестирядные, пленчатые с прочной соломой, часто тип *parallelum*, селекционные сорта	3—4	$3^1/_2$—4	4	3—4	4	4	3	3—4	3—4	2—3
2) subsp. *aethiopicum* — абиссинский подвид:										
а) prol. *proprio-abyssinicum* — собственноабиссинская группа:										
секция 1 — двурядные пленчатые	4 (3)	1—2 (4)	1—3	1 (3—4)	3 (1)	2—$3^1/_2$	1—3	1—2	1—$3^1/_2$	2—3
секция 2 — двурядные голозерные	4	2—3	3—4	3 (1)	3	3—$3^1/_2$	1—2	—	2—3	
секция 3 — шестирядные пленчатые	4	2—3	3	1—2 (4)	2—3	3 ($2^1/_2$)	1—2	1—2	3—4	2—3
секция 4 — шестирядные голозерные . . .	4	1—3	3—4	3	2—3	$2^1/_2$—4	1—2	3	4	
секция 5 — промежуточный ячмень	4 (3)	2—3	3—4	1—3	2—3	$3^1/_2$	2—3	—	3 (4)	
б) prol. *jemenicum* — горноаравийская группа:										
секция 1 — двурядные пленчатые	4 (3)	3	3—4	1	2—3	$3^1/_2$	—	—	1—3	
секция 2 — двурядные голозерные	4	3	3	3	3	$3^1/_2$	—	—	4	
секция 3 — шестирядные пленчатые	4	2—3	3—4	3	2—3	$3^1/_2$	—	—	4	
секция 4 — шестирядные голозерные . . .	4	$3^1/_2$	3—4	—	—	—	—	—	4	

Таблица 3 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Ржавчина			Головня		Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	*Helminthosporium gramineum*	Шведская муха — Oscinella frit		Зеленоглазка — Chlorops taeniopus
	ячменная — *Puccinia simplex*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*	пыльная — *Ustilago nuda*	твердая — *Ustilago hordei*			поражение вегетативных органов	поражение генеративных органов	
3) subsp. *sino-japonicum* — китайско-японский подвид:										
а) prol. *sinicum* — китайская группа:										
секция 1 — шестирядные пленчатые	3—4	4 (3)	4	2—4	3—4	2—4	2—4	3—4	3 (2)	3—4
секция 2 — шестирядные голозерные . . .	4 (1)	3—5	4	1—2	3	1—2	2—4	4	3	2—3
б) prol. *japonicum* — японская группа:										
секция 1 — шестирядные пленчатые	4	4	4	1 (2—4)	3	1—3	2—4	3—4	3—4	3—4
секция 2 — шестирядные голозерные . . .	4	4	4	1—2	3	3—4	2—4	4	2—4	2—3
секция 3 — шестирядные пленчатые гибридные с европейскими	4	4	4	—	—	3—4	3	3—4	2—4	
секция 4 — шестирядные голозерные гибридные	—	4	1—4	—	—	—	—	—	2—4	
в) prol. *mongolicum* — внутреннемонгольская группа:										
секция 1 — шестирядные пленчатые	4	4	4	1 (3)	3	3	3	3—4	3	
секция 2 — шестирядные голозерные . . .	4	4 (3)	4	1	3—4	$3—3^1/_2$	3—4	4	3—4	2—4

ржавчины и абиссинский подвид мало чем отличается от евразийских культурных ячменей в смысле восприимчивости. Все же подвид абиссинских ячменей заслуживает особого внимания своим комплексным иммунитетом, к тому же отличаясь крупнозерностью, неполегающей соломой и большой экологической пластичностью. Китайско-японский подвид в целом отличается значительной восприимчивостью ко всем видам ржавчины, но сравнительно устойчив к мучнистой росе и видам головни.

Среди евразийского подвида, в целом сильно поражаемого ячменной и желтой ржавчиной, резко выделяется обширная средиземноморская группа, среди которой обнаружено большое число местных и селекционных сортов, иммунных как к ячменной, так и к желтой ржавчине. К тому же эта группа характеризуется устойчивостью к шведской мухе и зеленоглазке, выделяясь высокой продуктивностью, прекрасным качеством зерна.

Так же как и среди пшениц, обширная ирано-туркестанская группа ячменя, представленная разнообразными формами, как пленчатыми, так и голозерными разновидностями, включая сюда памиро-бадахшанский высокогорный пленчатый и голозерный ячмень, выделилась исключительной восприимчивостью к ячменной, желтой и стеблевой ржавчине, проявляя лишь некоторую устойчивость к мучнистой росе.

Необходимо отметить разительное различие сортов ячменя, принадлежащих к отдельным эколого-географическим группам, в отношении поражения их шведской мухой. При этом приходится различать поражение вегетативных органов, выявляющееся в начальных фазах развития, и поражение генеративных органов (зерна), особенно резко выражающееся в оптимальных условиях инфекции, например в Дагестане (около Дербента). Нам приходилось наблюдать в годы сильного поражения почти полное отсутствие зерна у представителей среднеазиатской и высокогорной азиатской групп ячменя.

РОЖЬ

Так же как и ячмени, культурная рожь представлена одним линнеевским видом *Secale cereale* L. Помимо этого, известен ряд диких видов, главным образом сосредоточенных в пределах Кавказа. Отдельные дикие виды в их основном ареале географически заходят далеко от Кавказа, до Капской земли на юге Африки (*Secale africanum*). Все эти виды (*S. montanum*, *S. africanum*, *S. vavilovii*, *S. ancestrale*, *S. fragile*) сравнительно близки к культурной ржи, дают более или менее плодовитые гибриды и характеризуются одним и тем же числом хромосом ($2n = 14$). Наиболее резко отличаются от культурной ржи *S. africanum*, *S. vavilovii*, *S. fragile*. Соответственно эти дикие виды отличаются комплексным иммунитетом к основным заболеваниям ржи — бурой, желтой и стеблевой

Таблица 4

Поражаемость различных видов и эколого-географических групп ржи разными видами ржавчины, мучнистой росой, спорыньей и шведской мухой

Виды и эколого-географические группы	Виды ржавчины			Спорынья — *Claviceps purpurea*	Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	Шведская муха — Oscinella frit
	бурая — *Puccinia dispersa*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*			
Дикие виды						
I. *Secale africanum* — южноафриканская дикая двухлетняя рожь . . .	1	1	2—3	—	2	
II. *S. montanum* s. l. — дикая многолетняя горная рожь:						
а) prol. *armeno-anatolicum* — армяно-анатолийская группа (сюда относятся *S. anatolicum*, *S. ciliatoglume*)	3	2—3	3—4	4	2—3	
б) prol. *balcanicum* — балканская группа (сюда относится *S. dalmaticum*)	4	2—3	3—4	4	2—3	
в) prol. *ciscaucasicum* — северокавказская группа (сюда относится *S. kuprijanovii*)	3—4	2—3	3—4	4	2—3	
г) prol. *irano-turkestanicum* — ирано-туркестанская группа	4	4	4	4	4	4
III. *S. ancestrale* — предковая дикая рожь (ареал — внутренняя Анатолия)	2	2—3	3—4	—	3	
IV. *S. vavilovii* — однолетняя дикая рожь Вавилова; ареал: южные засушливые районы Армении	1	1	3	—	1—2	
V *S. fragile* (*S. silvestre*):						
а) prol. *caspicum* — прикаспийская группа, распространенная в предгорном Дагестане	2	2	2—3	—	2—3	
б) prol. *stepposum* — степная европейская группа	2	2—3	3	4	2—3	
в) prol. *irano-turkestanicum* — ирано-туркестанская группа, доходит до Бадахшана	2	2—3				
VI. *S. dighoricum* — дигорская сорнополевая ломкая рожь, распространена в посевах яровой пшеницы и ячменя в горной северной Осетии (Дигория)	3	3	3—4	4		
VII. *S. afghanicum* — афганская сорнополевая ломкая рожь, засоряет посевы озимых пшениц и озимого ячменя в Афганистане	4	4	4	4	4	4

Таблица 4 (*продолжение*)

Виды и эколого-географические группы	Виды ржавчины: бурая — *Puccinia dispersa*	Виды ржавчины: желтая — *Puccinia glumarum*	Виды ржавчины: стеблевая — *Puccinia graminis*	Спорынья — *Claviceps purpurea*	Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	Шведская муха — Oscinella frit
Сорные и культурные формы						
VIII. *S. cereale* — культурная и мало ломкая сорнополевая рожь:						
а) prol. *anatolicum* — анатолийская группа, обычно засоряет посевы озимой пшеницы и ячменя	4	4	4	4	4	4
б) prol. *armeno-georgicum* — армяно-грузинская группа, обычно засоряет посевы озимой пшеницы	3—4	3—4	4	4	4	4
в) prol. *caspicum* — предгорная азербайджано-дагестанская группа, обычно засоряет посевы озимой пшеницы	3	3	4	4	3—4	4
г) prol. *ciscaucasicum* — северокавказская группа, представленная как северокавказскими сортами, так и сорнополевой рожью, засоряющей посевы озимой пшеницы	3—4	3—4	4	4	3—4	4
д) prol. *stepposum* — степная группа местных и селекционных сортов; сюда относятся сорта: Елисейская, Безенчукская, Саратовская 1, Омская, Долинская	3—4	3—4	4	4	3—4	3—4
е) prol. *silvo-stepposum* — лесостепная группа; сюда относятся сорта: Полесская, рожь Лисицына, Немышлянская и ряд местных сортов . . .	3—4	3—4	4	4	3—4	3—4
ж) prol *irano-turkestanicum* — ирано-туркестанская группа, представленная главным образом сорнополевой рожью, засоряющей посевы озимой пшеницы	4	4	4	4	4	4
з) prol. *pamiro-badakschanicum* — памиро-бадахшанская яровая рожь отличается крупной пыльцой, крупным колосом, тяжелым зерном, высоким ростом, тип яровой гигантской ржи	4	4	4	4	4	4

Таблица 4 (*продолжение*)

Виды и эколого-географические группы	Виды ржавчины			Спорынья — *Claviceps purpurea*	Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	Шведская муха — Oscinella frit
	бурая — *Puccinia dispersa*	желтая — *Puccinia grumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*			
и) prol. *kartaginicum* — картагинская яровая низкорослая рожь, с мелким зерном, с тонкой соломой, возделывается в небольшом количестве в высокогорных районах Таджикистана	4	4	4	4	4	4
к) prol. *occidentale-europaeum* — западноевропейская рожь, в типе представленная селекционной петкусской рожью; сюда относятся сорта: Петкусская 194 Харьковской станции, Петкусская Весело-Подолянской станции, Петкусская Верхнячской станции, Таращанская 2, Таращанская 4, Кабардинка	3—4	$2^1/_2$—4	4	4	3—4	—
л) prol. *montano-occidentale-europaeum* — горная западноевропейская группа, распространенная в Тироле, Швейцарии и Югославии . . .	$2^1/_2$—4	$2^1/_2$—4	4	4	3—4	4
м) prol. *occidentale-europaeum transiens* — перероды-гибриды западноевропейской ржи со степной и лесостепной рожью СССР, в которой еще заметно сказываются признаки Петкусской ржи с плотным продуктивным колосом; сюда относится ряд сортов типа Ново-Зыбковской, Загницкой; сюда же относятся переопылившиеся сорта Петкусской ржи, возделываемой в северо-западных областях в Белоруссии	3—4	$2^1/_2$—4	4	4	4	4
н) prol. *ibericum* — испанская группа	3—4	3	4	4	3—4	4
о) prol. *orientale-sibiricum* — Восточносибирская группа; сюда относятся сорта: Тулунская, Зеленозерная, Яровая тулунская, а также местные сорта Бурятии и Якутии (местные сорта Бурятии склонны к самоопылению)	3	3	4	3	3—4	3

Таблица 4 (*продолжение*)

Виды и эколого-географические группы	Виды ржавчины			Спорынья — *Claviceps purpurea*	Мучнистая роса — *Erysiphe graminis*	Шведская муха — Oscinella frit
	бурая — *Puccinia dispersa*	желтая — *Puccinia glumarum*	стеблевая — *Puccinia graminis*			
п) prol. *boreale* — северная группа местных и селекционных сортов; сюда относятся: Вятка, Авангард, Ивановская и Пульмановская (местные сорта Архангельской области склонны к самоопылению)	3—4	3—4	4	3	3—4	—
р) prol *sino-japonicum* — китайско-японская группа встречается как сорняк пшеницы и ячменя	3	3—4	4	4	3—4	—

Примечание. Отметки поражаемости приводятся по данным наблюдений В. Ф. Антроповой и Н. И. Вавилова в Ленинградской, Московской, Воронежской областях и на Северном Кавказе.

ржавчине и к мучнистой росе, резко отличаясь в этом отношении от обычных культурных форм.

Весь вид культурной ржи, занявший широкий ареал в умеренной зоне Евразии и перешедший в последнее столетие в Новый Свет, в общем не обнаруживает резко контрастных отличий по комплексному иммунитету. Некоторую устойчивость, нерезко выраженную, обнаруживают отдельные эколого-географические группы местных и селекционных сортов. Так, например, среди западноевропейских сортов выделяются сравнительно стойкие в отношении желтой и даже бурой ржавчины. Менее резко выражены сортовые отличия в отношении стеблевой ржавчины.

Что касается ржаной спорыньи, то соответственно ее слабой специализации она поражает все формы и все виды ржи. Несколько меньшую поражаемость проявляют формы с более закрытыми чешуями, а также формы, более склонные к самоопылению, чем обычно перекрестноопыляющиеся сорта, но и эти последние, обладая некоторой механической устойчивостью в связи с сравнительно закрытым цветением, физиологически не обнаруживают, при искусственном заражении, каких-либо сортовых отличий.

Формы, иммунные к мучнистой росе, обнаружены среди потомства принудительно инцухтированной ржи, но они не имеют практического значения ввиду резкого снижения гетерозиса. Наиболее близкая к куль-

турной ржи многолетняя рожь *S. montanum* скрещивается с культурной рожью, хотя в целом и более устойчива к комплексу заболеваний, но все же нерезко отграничена. Некоторой устойчивостью обладает открытая П. М. Жуковским дикая рожь *S. anccstrale*, приуроченная к Анатолии.

В целом рожь выявляет сравнительное единство по восприимчивости, которое отчасти определяется преимущественной приуроченностью ее культуры в настоящее время к лесной и лесостепной зонам.

ЛЕН

Все возделываемые льны относятся к двум видам — *Linum dehiscens* и *L. indehiscens*. Первый характеризуется растрескивающейся при созревании коробочкой и высыпающимися семенами, второй — не растрескивающейся при созревании коробочкой. К первому виду относятся типичные дикие формы с мелкими семенами и коробочками, а также и редко возделываемые в настоящее время формы льнов-прыгунцов. Ко второму виду относятся все культурные формы. Оба вида, так же как и все формы в пределах вида, скрещиваются друг с другом и, по существу, составляют единый вид в широком смысле — *L. usitatissimum*. Все льны характеризуются одним и тем же числом хромосом (2n = 20). В целом это генетически единая группа.

Тем не менее широкий ареал и расселение вида *L. indehiscens* в самых разнообразных условиях, как в средиземноморских странах, в Юго-Западной Азии, так и в лесной и лесостепной зоне Европы, а также в Индии, Абиссинии, способствовали резкой дивергенции культурных льнов на различные по своей морфо-физиологической конституции эколого-географические группы, подразделяемые нами на три подвида:

1) subsp. *eurasiaticum* — евразийский подвид;

2) subsp. *mediterraneum* — средиземноморский крупносемянный подвид;

3) subsp. *indo-abyssinicum* — индо-абиссинский подвид.

Каждый из этих подвидов в свою очередь делится на эколого-географические группы. Каждая из них отличается комплексом биологических и морфологических свойств, составляя естественную группу. При этом расселение льна относится к весьма отдаленному периоду, поскольку лен является одной из древнейших культур. Экологическая дифференциация чрезвычайно резко отразилась не только на морфологических особенностях — на высоте, ветвистости, позднеспелости, размере коробочек, семян, но также и на комплексном иммунитете к грибным заболеваниям. Так, в евразийском подвиде мы встречаемся прежде всего с чрезвычайно восприимчивой группой, свойственной Средней Азии, Кашгарии и Хорезму. Несмотря на большое внешнее разнообразие, эта группа в целом

Таблица 5

Поражаемость различных видов, подвидов и эколого-географических групп культурного и дикого льна ржавчиной, антракнозом, полиспорой и мучнистой росой

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Льняная ржавчина *Melampsora lini*	Антракноз — *Colletotrichum linicolum*	Полиспора — *Polyspora lini*	Мучнистая роса — *Erysiphe cichoracearum*
I. *Linum dehiscens* — лен с растрескивающимися при созревании коробочками и осыпающимися семенами:				
1) subsp. *angustifolium* — дикий узколистный лен, ближайший родич культурного льна:				
а) prol. *prostratum*, широко распространен в Средиземноморской области, заходит в Закавказье, южную Европу до Англии	1	1—2	1—2	1—2
б) prol *erectum*, распространенный главным образом в Северной Африке и Палестине	1	1—2	1—2	1—2
2) subsp. *crepitans* — льны прыгунцы, возделывались на Украине, в Португалии и Испании:				
а) prol. *lusitanicum* — португальские прыгунцы	1	1	1	3—4
б) prol. *ucrainicum* — украинские прыгунцы	1	1	1	3—4
II. *Linum indehiscens* — культурный лен, с нерастрескивающимися при созревании коробочками:				
1) subsp *eurasiaticum* — евразийский подвид:				
Prolum *prostratum* — стелющиеся льны:				
а) prol. *antasiaticum subtropicum* — переднеазиатская субтропическая группа	1—2	2	2—3	1
б) prol. *azerbaijanicum* — азербайджанская группа	1—2	2	1	3
Prolum *brevimulticaulia* — кудряши:				
а) prol. *anatolicum* — анатолийская группа	3	4	4	3
б) prol. *armeno-daghestanicum* — армяно-дагестанская группа	2—3	2—3	1	1
в) prol. *irano-turkestanicum* — ирано-туркестанская группа	3—4	3	1—2	2
г) prol. *pamiro-badakschanicum* — памиро-бадахшанская группа	3—4	3	3	2
д) prol. *chivense* — хивинская группа . . .	4	3	1	2
е) prol. *kaschgaricum* — кашгарская группа	4	3	2	3—4
Prolum *intermedia* — межеумки:				
а) prol. *stepposum* — степная группа . .	1—2	2	1	3
б) prol. *meridionale* — южная группа, южноевропейские межеумки, заходят в Казахстан	1—2	2	1	3

Таблица 5 (*продолжение*)

Виды, подвиды и эколого-географические группы	Льняная ржавчина *Melampsora lini*	Антракноз — *Colletotrichum linicolum*	Полиспора — *Polyspora lini*	Мучнистая роса — *Erysiphe cichoracearum*
Prolum *elongata* — долгунцы:				
а) prol. *septentrionale* — типичные долгунцы	1—2 (3)	1	1	3—4
б) prol. *boreale* — долгунец Крайнего Севера (полудолгунец)	3—4	1—2	1	3—4
2) subsp. *mediterraneum* — подвид средиземноморский, крупносемянный:				
а) prol. *eu-mediterraneum* — собственно средиземноморская группа	1	1 (2)	1—2	4
б) prol. *aegypticum* — египетская группа	1	1 (2)	1—2	4
в) prol. *italicum* — итальянская группа, распространенная в культуре в Аргентине, может быть названа также аргентинской	1	1—2	1	3
г) prol. *syriacum* — сирийская группа . . .	2—3	2	1	3—4
3) subsp. *indo-abyssinicum* — индо-абиссинский подвид:				
а) prol. *abyssinicum*	1—2	3	1	1—4
subpr. *xerophytum* — ксерофильная подгруппа	1—2	3	1	1—2
subpr. *mesophytum* — мезофильная подгруппа	2—3	2	1	4
б) prol. *indicum* — аллювиальная, североиндийская группа, распространенная главным образом по долинам рек Инд и Ганг	3	4	4	1—2
в) prol. *hindustanicum* — индостанская группа, широко распространенная в центральной Индии и в южной части полуострова, возделывается на регурных (черных) почвах	3	4	4	1—2

Примечание. Приводится по исследованиям С. П. Зыбиной, Е. В. Эллади, Н. И. Вавилова с 1911 г. по 1939 г. в условиях Ленинградской, Московской и Воронежской областей, Северного Кавказа, Закавказья и Средней Азии в оптимальных условиях.

характеризуется исключительной восприимчивостью и к ржавчине, и к полиспоре, и к *Colletotrichum*. Сравнительной восприимчивостью характеризуются также и кудряши Анатолии, Армении, Дагестана, относящиеся к данному подвиду. Наоборот, в увлажненных районах Ленкорани, Турции, в Абхазии выработались своеобразные озимые и полуозимые простратные формы, отличающиеся резко выраженным иммунитетом к комплексу данных заболеваний. Таким же иммунитетом в целом обладают долгунцы и межеумки, приуроченные к лесной, лесостепной и степной зонам.

Средиземноморский подвид, характеризующийся крупными цветками, семенами и коробочками, представлен преимущественно комплексно-иммунными формами. Иммунитет выражен резко в отношении ржавчины, антракноза и полиспоры. Наоборот, средиземноморские льны сравнительно восприимчивы к европейской мучнистой росе льна. Своеобразная группа сирийских льнов занимает как бы промежуточное положение между индо-абиссинским подвидом и средиземноморским, отличаясь несколько большей восприимчивостью, в особенности к ржавчине и мучнистой росе.

Наконец, индо-абиссинский подвид, отличающийся низким ростом, мелкими семенами, мелкими цветками, в целом характеризуется устойчивостью к ржавчине и мучнистой росе. Индийские формы при этом отличаются от абиссинских особенной поражаемостью антракнозом и полиспорой.

Таблица 6

Поражаемость видов крыжовника различного происхождения мучнистой росой и ржавчиной

Группы видов	Мучнистая роса *Sphaerotheca mors-uvae*	Ржавчина *Puccinia ribesii caricis*
I. Группа европейских видов *Grossularia reclinata*:		
var. *vulgare*	3—4	2
var. *uva crispa*	4	1
II. Группа азиатских видов:		
1) *Grossularia ocicularis*	2	2
2) *G. stenocarpa*	2	2
III. Группа американских видов:		
1) *Grossularia divaricata*	1	3
2) *G. nivea*	1	4
3) *G. irrigua*	1	

Примечание. Наблюдения проведены в условиях максимальной инфекции в Ленинградской области в течение ряда лет Н. М. Павловой.

Таким образом, в пределах льна, несмотря на значительное генетическое единство, благодаря резкой экологической дифференциации наблюдается большая амплитуда различий по иммунитету, могущая быть использованной в практической селекции. К полиспоре особенно восприимчивы индийские льны. Восприимчивостью к антракнозу отличаются как индийские, так и анатолийские формы. Лен представляет собой пример значимости эколого-географической дифференциации в выявлении комплексного иммунитета.

КРЫЖОВНИК

Исследования Н. М. Павловой, проведенные в условиях Ленинградской области, на опытной станции Института растениеводства, показали определенно резкие различия европейского, азиатского и американского видов крыжовника в отношении мучнистой росы и ржавчины. В то время как европейские виды сильно поражаются мучнистой росой, азиатские виды сравнительно стойкие. Наибольший же иммунитет выявляют американские виды крыжовника. При этом, по-видимому, вся разнообразная группа американских крыжовников в целом отличается стойкостью к поражению сферотекой.

В отношении ржавчины крыжовника наблюдается как раз обратная картина — наиболее восприимчивы американские виды, а европейский крыжовник в его разнообразии представлен преимущественно непоражаемыми формами. Устойчивостью к ржавчине отличается также и азиатский крыжовник.

ЛЮЦЕРНА

Являясь одним из наиболее распространенных кормовых растений Старого и Нового Света, синяя люцерна и ее гибриды с желтой люцерной широко распространилась за последнее столетие по всему миру. Основной родиной люцерны является Передняя Азия. Соответственно своему древнему расселению синяя люцерна дифференцировалась на ряд эколого-географических групп, резко отличимых в соответствии с условиями культуры и климата по комплексу морфо-физиологических свойств. Скрещиваясь легко с желтой люцерной и давая с ней плодовитые гибриды, синяя люцерна дала ряд гибридных популяций, из которых широкое распространение получила так называемая люцерна Гримма. В целом все же культурная люцерна генетически представляет собой сравнительно единую группу. Единый вид дифференцировался лишь на эколого-географические группы.

Наиболее распространенными заболеваниями люцерны в условиях СССР являются *Phyllosticta medicaginis*, *Uromyces striatus*, *Pseudo-peziza medicaginis*. Изучение различных экотипов в условиях Северного Кавказа, проведенное И. И. Егоровой под руководством Е. Н. Синской, показало, что наиболее восприимчивой к данному комплексу заболеваний является ирано-туркестанская группа экотипов, куда относятся типичные туркменские, хивинские, гератские и кашгарские популяции. Сравнительно поражаемыми оказались также экотипы из Месопотамии и Семиречья. Более устойчивой является армянская горная люцерна и в особенности средиземноморские экотипы, куда относятся популяции, известные под названием Триполитанская, Чилоано-Перувианская (завезенные в Чили и Перу из Средиземноморья), Сирийская и Греческая.

Таблица 7

Поражаемость различных эколого-географических групп синей люцерны главнейшими грибными заболеваниями

Эколого-географические группы	*Phyllosticta medicaginis*	*Uromyces striatus*	*Pseudo-peziza medicaginis*
Синяя люцерна — *Medicago sativa*			
Хивинская	4	4	4
Туркменская	4	4	3—4
Ирано-туркестанская	4	4	3—4
Гератская (североафганистанская)	4	4	3—4
Кашгарская	4	4	4
Семиреченская (алма-атинская)	4	4	3—4
Месопотамская	3—4	3	2—4
Кандагаро-Кабульская (южноафганистанская)	3—4	3	2—4
Центральноанатолийская (малоазиатская)	1—4	3	3—4
Сирийская	1—4	3	3—4
Йеменская горная	2—4	2	2—4
Йеменская арабского типа	1	1	2—3
Средиземноморская	2—3	2	2—4
Триполитанская	1—3	2	2—3
Греческая	1	1	1
Чилоано-Перувианская (заимствована из Средиземноморья)	1—2	1—3	1—3
Южноевропейская (провансальская)	2—4	2	2—4
Западноевропейская	2—4	2	2—4
Восточноевропейская (украинская)	1—3	2	1—3
Гибриды *Medicago sativa*×*M. falcata*			
Саскатунская группа	1	2—3	1—4
Гибриды тип Ладак	1—3	2	1—4
Кубанская предгорная желтая люцерна	1	1	1

Примечание. Отметки даны в период максимальной инфекции в условиях Северного Кавказа по данным Е. Н. Синской и И. И. Егоровой.

Сравнительно устойчивы к заболеваниям экотипы Внутренней Анатолии и Йемена. Также сравнительно стойки популяции Южной и Западной Европы и восточноевропейская группа. Значительно выраженным иммунитетом обладают также и гибриды синей и желтой люцерны, например Саскатунская, Ладак.

Отметим, что в то время как синяя люцерна в общем как вид восприимчива к мучнистой росе люцерны, желтая люцерна и особенно ее популяции Северного Кавказа не поражаются этим паразитом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вышеприведенные таблицы и краткие выводы из них дают большой фактический материал, установленный на многих тысячах сортов в отношении различных заболеваний. Эти таблицы представляют самостоятельную значимость и в то же время могут служить иллюстрацией общих правильностей в распределении иммунитета, к рассмотрению которых мы и переходим.

§ 1. Первой и основной закономерностью, определяющей существование видов и сортов растений, иммунных к тому или другому паразиту, является специализация паразитов, приуроченность их к определенному кругу хозяев, к тому или другому виду или роду диких и культурных растений. В эволюции паразитизма явление специализации представляется основным. Изучая биологию паразитов, в особенности грибных, имеющих широкое распространение в растительном мире, приходится констатировать общую тенденцию перехода от всеядности и многоядности к специализации, от полифагии к монофагии. Большинство паразитических грибов, как показывают экспериментальные данные, приурочено к определенным родам и видам растений-хозяев. У разнохозяинных паразитов, охватывающих в своих циклах представителей разных семейств, как например у стеблевой ржавчины (*Puccinia graminis*), поражающей барбарис и злаки, или у корончатой ржавчины (*P. coronifera*), поражающей крушину и овес, специализация по родам и видам растений также имеет место, но она выявляется по-разному в разных стадиях. Соответственно, паразиты нередко определяются по растениям-хозяевам, и одним из наиболее удобных путей к познанию паразитических грибов являются определители по растениям-хозяевам.

Более того, новейшие исследования показали, что процесс дифференциации паразитов идет глубже. Морфологически однообразные виды дифференцируются на различные физиологические или биологические расы, приуроченные к отдельным видам растений-хозяев или даже к различным сортам. В последние годы обнаружено, что такие физиологические расы существуют и у паразитических насекомых, например у филлоксеры и, по-видимому, у паразитических мух. Основным законом в эволюции паразитизма, имеющим непосредственное отношение к учению об иммунитете, является тенденция к специализации, имеющая, вероятно, биохимическую основу в ферментативной деятельности паразитов, в сужении амплитуды ферментативной деятельности, в уменьшении числа ферментов, выделяемых паразитом. Как правило, чем у́же специализован паразит в выборе родов и видов растений-хозяев, тем больше шансов нахождения среди данного растения иммунных форм. Прямые опыты показывают, что различные виды ржавчины, головни и спорыньи, поражающие хлебные злаки, резко отличаются по степени их

специализации. Спорынья ржи, например, может поражать десятки самых различных родов как диких, так и культурных злаков. Соответственно, при благоприятных условиях инфекции различные виды пшеницы, ячменя и многих других кормовых злаков поражаются спорыньей, если устранить механические препятствия для ее проникновения в цветки. Все сорта и виды ржи могут быть заражены спорыньей; наоборот, желтая и бурая ржавчина пшеницы приурочена к небольшому числу видов, так же как и мучнистая роса пшеницы.

Узко специализованная желтая ржавчина пшеницы (*Puccinia glumarum* f. *tritici*) приурочена лишь к немногим видам пшеницы. Соответственно, в отношении желтой ржавчины пшеницы мы находим огромное число устойчивых сортов. Как это ни странно, в отношении данной ржавчины, широко распространенного паразита пшеницы, устойчивых видов и сортов больше, чем восприимчивых.

Стеблевая ржавчина пшеницы менее специализована, чем желтая. Соответственно, подавляющее большинство сортов пшеницы в благоприятных условиях инфекции, например при позднем посеве или при затяжном созревании в условиях сырой погоды, чрезвычайно сильно поражается популяциями рас стеблевой ржавчины.

Сопоставляя, например, твердую и пыльную головню пшеницы по степени специализации, констатируем более суженную амплитуду пыльной головни по сравнению с твердой. Соответственно, твердая головня менее разборчива к филогенетическим группировкам пшениц, чем пыльная.

Из приведенных таблиц можно видеть, как отдельные паразиты поразному поражают разнообразные виды и сорта растений, в одних случаях выявляя чрезвычайное разнообразие в реакциях, наличие как резко иммунных, так и восприимчивых сортов и видов; наоборот, другие паразиты показывают отсутствие резких видовых и сортовых отличий. Как правило, отсутствие иммунных видов и сортов связано со слабо выраженной специализацией паразитов.

Приступая к селекции на иммунитет, надо знать биологию паразита и прежде всего его специализацию. Чем у́же специализация паразита по родам и видам растений, тем больше шансов на нахождение иммунных форм в пределах отдельных видов.

§ 2. Вторым основным законом, определяющим вероятность нахождения иммунных сортов и видов среди данного культурного растения, является наличие или отсутствие резкой генетической дивергенции, или расчленения данного растения на контрастные, генетически обособленные категории. Непосредственное изучение распределения иммунитета показывает определенно, как видно из вышеприведенных таблиц, что контрастные различия в естественной восприимчивости проявляются как раз у растений, генетически наиболее резко дифференцированных.

Такие растения, как пшеница, овес, виноград, хлопчатник, картофель, груша, табак, дифференцированные на большое число хорошо разграниченных ботанических видов, нередко трудно скрещивающихся, различающихся по числу хромосом и географическим ареалам, выявляют особо резко выраженные различия по иммунитету в отношении разных паразитических заболеваний.

Наиболее резко различаются по реакциям иммунитета виды растений, относящихся к одному и тому же роду, но разорванных в своей истории между разными континентами. Так, например, хлопчатники в своей эволюции еще до третичной эпохи были разорваны между континентами Старого и Нового Света. Современные культурные хлопчатники распределяются на две группы: виды Старого и Нового Света. Помимо того, в пределах Австралии и на ряде мелких островов известны эндемичные виды дикого хлопчатника; эндемичные виды винограда, яблони свойственны Северной Америке и Евразии. Естественно, что такие растения выявляют в своих отдаленных видах резко различные реакции иммунитета и восприимчивости. Такого же рода отличия отмечены и в таких случаях, когда в пределах одного континента и на более ограниченной территории генетическая дивергенция привела к обособленности видов, иногда сопровождающейся различием в числе и форме хромосом, а также трудной скрещиваемостью. Так, культурные пшеницы и ближайшие к ним дикие виды в своей эволюции географически связаны с Передней Азией и примыкающими к ней районами. Тем не менее на этой территории мы имеем резкую обособленность видов, различающихся по числу хромосом, по трудной скрещиваемости. Так, например, среди пшениц наиболее резко выраженным иммунитетом к различным заболеваниям выделяются как раз дикие и культурные однозернянки, отличающиеся от обыкновенных культурных видов малым числом хромосом и трудной скрещиваемостью со всеми другими видами пшеницы. Дикие и культурные однозернянки представляют собой как бы особую категорию, которую некоторые авторы, как Ю. А. Филипченко, готовы были выделить в особый род *Monococcum*. Генетически обособленные виды дикого и культурного овса также выявляют особо резкие различия по иммунитету к корончатой ржавчине и головне.

В тех же случаях, когда культурные растения, несмотря на внешнее разнообразие сортового состава, представлены одним ботаническим видом, как рожь, ячмень, кукуруза, обычно мы не наблюдаем резко выраженной дифференциации по реакциям иммунитета в отношении к специализованным паразитам. Даже древнейшие культурные растения, как ячмень, охвативший в настоящее время все континенты мира, дошедший до пределов культуры на Крайнем Севере и в горных районах, тем не менее все же представляют собой в целом относительное единство, как генетически, так и, соответственно, иммунологически. Огромное разнообра-

зие сортов европейского винограда, уже в течение тысячелетий расселившихся из Передней Азии по направлению к Испании в европейские страны, представлено в целом чрезвычайно восприимчивыми формами к филлоксере, оидиуму и милдью. В вышеприведенных таблицах представлены данные применительно к растениям, как резко генетически дифференцированным (пшеница, овес, крыжовник), так и в отношении растений, генетически менее дифференцированным. Приведенные данные наглядно свидетельствуют, что наиболее контрастные различия по иммунитету выявляют растения, цитогенетически резко дифференцированные на различные виды.

§ 3. Третий основной закон распределения иммунитета заключается в соответствии реакции иммунитета к паразитическим заболеваниям с экологическим типом растений. В течение долгой эволюции растений, широко расселившихся вместе с человеком по территории земного шара и дифференцировавшихся под влиянием различных условий, действия естественного и искусственного отбора на различные эколого-географические типы, выработались различные конституции в смысле реакции иммунитета.

Закончив в последние годы составление новой экологической классификации культурных растений на основании комплекса морфологических и физиологических свойств, мы убедились в существовании определенной связи экологической дифференциации видов с различиями в реакции сортов на различные паразитические заболевания. Такие связи особенно отчетливо видны на таких культурных растениях, которые не подверглись резкой генетической дивергенции и представлены генетически едиными видами, как например ячмень, лен, а также отдельные виды пшеницы и овса, как *T. vulgare, T. durum, A. sativa, A. byzantina,* широко расселившиеся по всему земному шару. Культурный лен, как мы видели, представляет собой генетически большое единство, тем не менее отдельные эколого-географические группы чрезвычайно резко отличаются по реакциям в отношении специализованных паразитов. Так, огромное разнообразие форм Средней Азии, Ирана, Афганистана, Западного Китая выявило себя исключительно восприимчивым как к ржавчине, так и к другим грибным заболеваниям. Иммунологически своеобразную группу представляет собой подвид индо-абиссинского льна в его большом разнообразии. Средиземноморские крупносемянные льны оказались весьма стойкими как к ржавчине, так и к другим заболеваниям.

Культурные ячмени, как мы видели, представляют собой единый вид. Все сорта ячменя, как бы они ни были отдалены географически, скрещиваются между собой. Генетическая дивергенция в данном виде пока еще недостаточно глубока, но экологически она привела к большому числу контрастных типов. Наши исследования, в соответствии с данными других авторов, выявили сравнительную редкость сортового иммунитета

к *Puccinia simplex*. Подавляющее большинство разновидностей и эколого-географических групп весьма восприимчиво к ячменной ржавчине. Вовлечение обширного материала из Средиземноморской области, собранного специальной экспедицией в 1926 г., позволило обнаружить здесь нахождение большого количества иммунных форм, что резко отличает эту область в данном отношении от других экологических областей Евразии. Средиземноморская экологическая группа ячменей в целом характеризуется исключительно резко выраженным иммунитетом к ячменной ржавчине. Здесь же обнаружено значительное число форм, стойких к желтой ржавчине. Абиссинский подвид ячменя, характеризующийся в целом комплексом морфо-физиологических признаков, хотя и восприимчив к ячменной ржавчине, выявил во всем своем разнообразии сравнительную стойкость к желтой ржавчине, мучнистой росе и другим заболеваниям. В разнообразных условиях европейской части Советского Союза, как в степных, так и лесных областях, абиссинские ячмени обнаружили значительную стойкость ко множеству грибных заболеваний, отличаясь к тому же неполегаемостью и довольно крупным зерном, представляя собой ценный материал для синтетической селекции. Наоборот, ячмени Ирано-Туркестанской области, включая и высокогорную Среднюю и Центральную Азию, выявили чрезвычайную восприимчивость к комплексу заболеваний.

Изучая мягкую пшеницу (*T. vulgare*), т. е. вид, наиболее распространенный в культуре, занимающий в настоящее время до 150 млн га на всех континентах, мы обнаружили ряд существенных правильностей в распределении иммунитета в пределах данного вида, связанного определенно с эколого-географической дифференциацией. При этом вскрылись факты большой практической значимости. Обширный материал по мягкой пшенице и близкой к ней генетически карликовой пшенице, полученный нами при помощи американских и китайских исследователей из Центрального и Южного Китая, содержал большое количество форм с резко выраженным иммунитетом к бурой и желтой ржавчине. В условиях увлажненного теплого климата здесь выработались формы исключительной стойкости, выявляющейся в отношении комплекса европейских физиологических рас как бурой, так и желтой ржавчины. Наоборот, огромное разнообразие разновидностей и форм, как местных, так и селекционных сортов Средней Азии, Западного Китая (Китайского Туркестана), Ирана, северного Афганистана, оказалось исключительно восприимчивым и к бурой, и к желтой ржавчине. В условиях хорошего климата и низкой влажности воздуха, задерживающей здесь развитие эктопаразитов, естественный отбор не имел большого значения. Отсюда разительная восприимчивость в наших обычных условиях лесной, лесостепной и степной зон среднеазиатского местного ассортимента. Поразительной восприимчивостью в наших условиях отличаются также мест-

ные оригинальные сорта пшениц засушливой Внутренней Монголии, где земледелие возможно только при поливе в оазисах. Во влажных условиях Западной Грузии выработались поразительные по стойкости виды пшениц, как *T. timopheevii*. Этому благоприятствовал, по-видимому, теплый влажный климат предгорной Западной Грузии.

Классическим объектом в смысле связи эколого-географической дифференциации с реакциями иммунитета представляют собой культурные двузернянки, резко разбитые на большое количество изолированных групп, резко отличимых по конституции, по комплексу морфо-физиологических признаков. Отдельные группы резко различаются по их отношению к поражению бурой, желтой и стеблевой ржавчиной, твердой головней и мучнистой росой. Так, иранская группа чрезвычайно восприимчива к мучнистой росе, к бурой и желтой ржавчине. Оазисные формы двузернянок Марокко еще задолго до поражения другими видами резко выделяются по аккумуляции желтой ржавчины. Большой восприимчивостью к желтой ржавчине отличаются волжские двузернянки, наоборот, западноевропейские двузернянки, включая и разнообразные формы с Пиренейского полуострова, резко выделяются стойкостью как к бурой и желтой ржавчине, так и в значительной мере к мучнистой росе. По иммунитету к мучнистой росе можно отличить индийские и абиссинские полбы. Словом, если взять несколько паразитов, то по различию реакций можно составить классификацию двузернянок.

Чрезвычайно отчетливые правильности выявляют культурные овсы и сорнополевые овсюги в их отношении к грибным заболеваниям в соответствии с эколого-географической дифференциацией видов и сортов. Большое разнообразие форм средиземноморского овса, генетически весьма близкого к нашему обыкновенному овсу и, по существу, составляющего лишь особую эколого-географическую группу, оказалось поразительно стойким как к головне, так и к корончатой ржавчине.

Как правило, в районах обычного отсутствия инфекции, вызываемой несоответствием климатических условий, где практически сорта мало страдают той или другой инфекционной болезнью, иммунитет не вырабатывается и местные сорта данного района, попадая в другие условия, оптимальные для инфекции, выявляют сильную восприимчивость.

Экологическая классификация культурных растений показывает наглядно, что иммунитет к различным паразитическим началам является экологическим свойством. Зная эколого-географическую дифференциацию вида, до известной степени можно предугадывать нахождение или отсутствие иммунных форм, тем самым экологическая классификация культурных растений приобретает значение для понимания сортовых различий по восприимчивости и иммунитету.

Сущность экологических закономерностей заключается в том, что иммунитет вырабатывается под влиянием естественного отбора только

в тех условиях, которые содействуют инфекции, и как правило, выявляется только там, где имеется в наличии тот или другой паразит, в отношении которого отбор вырабатывает иммунитет. Наиболее контрастные различия по иммунитету выявляются как раз в наиболее контрастных условиях среды.

§ 4. Вдумываясь в характеристики различных видов и эколого-географических групп местных и селекционных сортов, вопреки обычным представлениям, мы наблюдаем скорее частые выявления комплексного, или группового, иммунитета по отношению к различным инфекционным заболеваниям. Виды, иммунные к одному заболеванию, нередко устойчивы и ко многим другим заболеваниям, и обратно, восприимчивые к тому или другому заболеванию сорта часто восприимчивы ко многим заболеваниям. Приведенные таблицы наглядно свидетельствуют о распространенности такого рода явлений.

Так, среди пшениц однозернянки обладают разительным комплексным иммунитетом к самым разнообразным грибным заболеваниям. Среди группы 28-хромосомных пшениц также господствует явление комплексного иммунитета, хотя и не столь резко выраженного, как у однозернянок. К сожалению, и наличие групповой восприимчивости также явление весьма частое. Так, например, обычные степные, лесостепные и лесные культурные овсы поражаются почти всеми болезнями. То же характерно для представителей Ирано-Туркестанской экологической области в отношении пшеницы, ячменя, ржи, льна.

Средиземноморские овсы отличаются одновременной устойчивостью к корончатой ржавчине, пыльной головне и к мучнистой росе. Вид Тимофеевой пшеницы характеризуется поразительным групповым иммунитетом ко всем главнейшим инфекционным заболеваниям пшеницы. Любопытно, что иммунитет хлебных злаков к паразитическим грибам нередко сопровождается стойкостью к поражению шведской и гессенской мухами.

Частота такого рода явлений, присущая при этом определенным видам или эколого-географическим группам, показывает, что данные факты не являются случайными, а вытекают из сущности предыдущих закономерностей, выявляя связь иммунитета или, обратно, восприимчивости с генетической и экологической дифференциацией видов и со степенью специализации паразитов. Определенные морфо-физиологические конституции, на которые дифференцируются культурные растения, есть результат глубокой как генетической, так и экологической дифференциации, соответственно вызывающей или восприимчивость, или, обратно, иммунитет к комплексу заболеваний. Выработка иммунитета или, обратно, восприимчивости, затрагивает ряд паразитов, свойственных той среде, где под действием естественного и искусственного отбора вырабатываются определенные конституции.

Это обстоятельство крайне важно в селекции. Оно показывает, что групповой, или комплексный, иммунитет является вполне реальным фактом, широко распространенным в природе, а следовательно могущим быть использованным в практической селекции.

§ 5. Логически, исходя из вышеуказанных закономерностей, мы приходим к установлению новой правильности, именно связи тех или иных физиологических и иммунологических конституций с определенным местонахождением. Распределение иммунных и восприимчивых видов и сортов не является случайностью. Зная эволюцию данного культурного растения, расчленение его на определенные генетические и эколого-географические группы, можно предвидеть в значительной мере местонахождение интересующих селекционера иммунных форм. Знание эволюционных этапов, пройденных данным культурным растением от первоначального происхождения видов до конечных звеньев современной эволюции, познание внутривидового и видового состава с учетом дифференциации на эколого-географические группы позволяют в значительной мере устанавливать местонахождение интересующих селекционера иммунных форм. Мы видим, что в поисках иммунных видов культурных пшениц селекционер должен обратиться к средиземноморским странам, к Южной Европе. В поисках иммунных сортов мягкой пшеницы и ближайших к ней видов особенный интерес представляет Внутренний и Южный Китай. Иммунные формы овса в отношении головни и ржавчины сосредоточены преимущественно в средиземноморских странах. Кавказ с его исключительным разнообразием экологических условий, входящий в то же время в состав основной родины пшеницы, является источником замечательных контрастов по иммунитету и восприимчивости к комплексу заболеваний. Выше мы видели, что целые континенты характеризуются теми или иными эндемами, различающимися по восприимчивости и иммунитету, что особенно наглядно видно у растений, расчлененных в своей эволюции между Старым и Новым Светом, как например у хлопчатника, яблони, винограда, крыжовника.

§ 6. Эколого-географические правильности в выявлении иммунитета являются сравнительно общими, присущими различным растениям, относящимся нередко к разным родам и даже семействам. Формирование восприимчивых или иммунных конституций охватывает не только отдельные виды или культуры, но целые группы их, связанные в своей эволюции с одной и той же территорией. Поскольку среда и направленность отбора являются могучими факторами в выработке иммунитета, тем самым закономерности в географическом распределении иммунных и восприимчивых форм становятся в значительной мере общими. Так, например, Средиземноморская эколого-географическая область концентрирует в себе преимущественно иммунные виды и формы пшеницы, овса, ячменя, люцерны, зерновых бобовых, устойчивых к различным ви-

дам ржавчины, головни и других паразитических заболеваний. Наоборот, Средняя Азия и примыкающие к ней районы Китайского Туркестана, Афганистана и Ирана обнаруживают сосредоточие преимущественно восприимчивых форм к различным инфекционным заболеваниям. Средняя Европа характеризуется средней восприимчивостью пшеницы, ячменя, овса, ржи к различным инфекционным заболеваниям. Можно установить области концентрации иммунных видов и сортов и, наоборот, области исключительной сосредоточенности восприимчивых видов и сортов. Последние концентрируются преимущественно там, где действие естественного отбора не имело своего применения и где фактор иммунитета биологически не имел значения.

В свете указанных закономерностей исследователь в настоящее время имеет в своем распоряжении, по существу, ключ к нахождению иммунных форм. Он в состоянии предвидеть местонахождение интересующих его иммунных видов и форм. Проблема группового, или комплексного, иммунитета становится реальной. Более того, как и следовало ожидать, комплексный иммунитет является показателем глубокой экологической и генетической дифференциации. Он сопутствует отдельным эволюционным этапам, проходимым культурными растениями.

Насколько общи установленные закономерности в распределении естественного иммунитета?

Поставленный вопрос связан с природой иммунитета и с природой самих инфекционных начал. Природа растительного иммунитета к инфекционным заболеваниям весьма сложна и не может быть сведена к одной причине. Мы различаем у растений структурный иммунитет, обусловливаемый особенностями морфологического и анатомического строения, от физиологического иммунитета, вызываемого активной реакцией клеток на внедрение паразита. Резкой грани между тем и другим не существует. Активный иммунитет может быть связан с биохимическими особенностями клеток растения-хозяина. В некоторых случаях природа его поддается пониманию. В последнее время внимание привлекли фенольные соединения, характеризующие сорта. Так, иммунные виды и сорта винограда, не поражаемые филлоксерой, так же как и некоторые иммунные сорта пшеницы по отношению к ржавчине, отличаются большим содержанием фенольных соединений. В отдельных случаях установлена отчетливая корреляция между кислотностью клеточного сока и степенью поражаемости теми или другими паразитами. В некоторых случаях с различными проявлениями иммунитета коррелируют и другие химические соединения.

Трудность отграничения явлений паразитизма от симбиоза (причем последний проявляется иногда и при поражении такими грибами, как ржавчина и головня) показывает биологическую сложность взаимоотношений, выработавшихся в длительной эволюции, притом, как мы

видели выше, определенно связанных с филогенетическими отношениями растений-хозяев. Возможно, что при большем углублении в химическую природу плазмы белков, различной у видов и сортов, природа иммунитета станет более понятной. Биохимические связи представляются особенно заманчивыми и, как известно, в свое время были блестяще развиты Эрлихом в отношении животного иммунитета в его аналогии ключа и замка.

Многие явления устойчивости связаны с физиолого-анатомическими особенностями сортов, с образованием защитного слоя как реакции на внедрение паразитов.

Развитие некоторых инфекционных болезней у растений, как и у животных, связано с возрастом. Некоторые расы бурой и желтой ржавчины поражают соответствующие сорта лишь в молодом состоянии. Другие, наоборот, поражают их в более поздних фазах развития. Фитоиммунология уже накопила большие знания в области физиологии паразитов, имеющие отношение к явлениям сортового иммунитета.

Установленные нами закономерности, или законы, распределения сортового и видового иммунитета не являются абсолютными, относясь преимущественно к активному физиологическому иммунитету. Приходится учитывать динамику наследственного формообразования у самих паразитов. Новейшие исследования показали роль мутаций и гибридизации в образовании новых форм головни и ржавчины хлебных злаков, отличающихся ослабленной или повышенной вирулентностью. Отсюда возможность изменения реакции иммунитета в зависимости от изменения наследственного состава паразитов.

Особую категорию инфекционных начал представляют вирусные заболевания, широко распространенные в растительном мире. В отличие от обычного поведения паразитических грибов и многих бактериальных заболеваний вирусы нередко заражают растения, филогенетически весьма различные. Точно установлены факты, когда один и тот же вирус заражает представителей самых различных семейств растений, филогенетически имеющих мало общего между собой. В то же время отдельные виды и сорта в пределах данных семейств выявляют значительную стойкость к поражению. Возможно, что это своеобразное поведение вируса определяется особенностью их природы, стоящей на грани живого и неживого. В отношении к паразитическим грибам такого рода факты редкое исключение.

Несомненно, что, углубляясь в познание физиологической и биохимической природы как сортов растений, так и самих паразитов, можно ближе подойти к сущности явлений иммунитета и восприимчивости. Наши исследования показывают, что в выработке типа реакции огромную роль играл и играет эволюционный исторический процесс, о чем

наглядно свидетельствует связь филогенеза растений с характером реакций иммунитета.

Установленные факты широкого распространения комплексного иммунитета могут быть использованы для радикального повышения устойчивости наших обыкновенных сортов, весьма восприимчивых к заболеваниям как путем внутривидовой, так и межвидовой гибридизации. Иммунитет и восприимчивость в целом, как показали генетические исследования, полностью подтверждаемые и нашими данными на примере ржавчины и мучнистой росы хлебных злаков, при гибридизации в основном подчиняются законам наследственности. Хотя часто иммунитет, в особенности комплексный, и выявляет генетическую и физиологическую сопряженность с другими свойствами сортов и видов, тем не менее, как показали прямые опыты, он может быть в значительной мере связан с разнообразием хозяйственно ценных свойств сортов. Новейшие цитогенетические методы преодоления бесплодия у отдаленных гибридов цветковых растений при помощи удвоения хромосом воздействием химических и физических факторов значительно расширяют рамки возможности создания новых иммунных сортов, поскольку, как мы видели, наиболее контрастные различия по комплексному иммунитету свойственны отдаленным видам. Возможность получения плодовитых гибридов при скрещивании отдаленных видов и даже родов, к чему подходит современная цитогенетика, позволяет перекидывать мосты между отдаленными видами, соединять свойства видов, присущих разным континентам, тем самым расширяя рамки практической селекции на комплексный иммунитет.

Нет никаких сомнений в том, что в ближайшие годы мы будем свидетелями радикальных изменений наших сортов при помощи отдаленной гибридизации в смысле радикального повышения их иммунитета. Одним из замечательных примеров решения такого рода крупнейшей практической задачи является выведение яванскими селекционерами и генетиками иммунных сортов сахарного тростника путем скрещивания старых китайских восприимчивых сортов с диким иммунным тростником. Выведение новых сортов сахарного тростника путем отдаленной гибридизации позволило более чем удвоить продукцию сахара в тропических странах (Вавилов, 1935).

Одним из важнейших разделов современной селекции является создание сортов картофеля, устойчивых к фитофторе и другим заболеваниям, методами межвидовой гибридизации. В этом направлении идет также упорная работа и по улучшению существующих сортов пшеницы и овса.

Установленные на культурных растениях закономерности в распределении естественного иммунитета несомненно приложимы и к диким видам растений, в чем нас убеждает прямое исследование большого

числа диких видов пшеницы, овса, овсюгов, ржи, хлопчатника, табака, яблони, груши и других растений, расчлененных на большое число видов, генетически и морфологически обособленных и выявляющих в то же время резкие различия по комплексному иммунитету. Установленные закономерности, по-видимому, приложимы и к явлениям естественного иммунитета и у животных. Эколого-географические группы или породы домашних животных и ближайших к ним диких родичей выявляют существенные различия в отношении иммунитета к туберкулезу, переплазмозу и другим инфекционным заболеваниям.

Установленные закономерности, или законы, в распределении комплексного иммунитета, поскольку они охватывают широкий круг явлений, как можно видеть из всего вышеизложенного, представляют, по существу, развитие эволюционного учения в применении к явлениям иммунитета и приводят, таким образом, к эволюционной, или генетической в широком смысле, теории естественного иммунитета.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. 1913. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов. Тр. Селекц. станц. при Моск. с.-х. инст., вып. 1.

Вавилов Н. И. 1919. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. Изв. Петровск. с.-х. акад., вып. 1—4, М.

Вавилов Н. И. 1935. Учение об иммунитете к инфекционным заболеваниям. Л.

Вавилов Н. И. 1940. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина. Советская наука, № 2.

Gaines E. T. 1923. Genetics of hurtresistance in wheat. Journ. Agric. Research, v. 23.



ПРИЛОЖЕНИЯ
И
КОММЕНТАРИИ

ОТ РЕДАКЦИИ

Настоящее издание включает в себя наиболее значительные работы Николая Ивановича Вавилова, представляющие собой важный теоретический вклад в биологическую науку вообще и одновременно с этим составляющие научную основу современной селекции растений. К подобным трудам великого ученого относятся прежде всего «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», «Линнеевский вид как система», «Центры происхождения культурных растений», «Селекция как наука», «Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям», «Ботанико-географические основы селекции» и др.

Следует, однако, заметить, что публикуемыми здесь работами не ограничивается все богатство теоретического наследия Н. И. Вавилова. Значительно более широкий круг его трудов опубликован в пяти томах Издательством Академии наук СССР «Наука» в 1959—1965 гг. Кроме того, в 1957 г. посмертно вышла книга Н. И. Вавилова «Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых и льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур». Из этой же серии неопубликованных трудов ученого в 1964 г. впервые увидела свет оригинальная рукопись Н. И. Вавилова «Пшеница», содержащая ботанико-агрономическую и эколого-географическую характеристику видов рода *Triticum*.

Полный библиографический список трудов Н. И. Вавилова приводится в конце второй книги настоящего издания.

Для удобства пользования настоящим изданием редакция сочла целесообразным разделить отобранный материал на две части, руководствуясь при составлении каждой из них тематической близостью размещаемых трудов. Таким образом, в первую часть вошли: «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», «Линнеевский вид как система», «Центры происхождения культурных растений», «Дикие родичи плодовых деревьев азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев», «Мексика и Центральная Америка как основной центр происхождения культурных растений Нового

Света», «Великие земледельческие культуры Доколумбовой Америки и их взаимоотношения», «Учение о происхождении культурных растений после Дарвина», «Селекция как наука» и «Ботанико-географические основы селекции».

Вторая часть настоящего издания состоит из следующих трех произведений Н. И. Вавилова: «Научные основы селекции пшеницы», «Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям» и «Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. (Ключи к нахождению иммунных форм)».

Вводная статья о Н. И. Вавилове написана академиком ВАСХНИЛ П. М. Жуковским; отбор работ Н. И. Вавилова для серии «Классики науки», редакция и составление комментариев выполнены проф. Ф. Х. Бахтеевым.



П. М. ЖУКОВСКИЙ

ОБРАЗ Н. И. ВАВИЛОВА

В последние годы появилась, наконец, обширная научная и мемуарная отечественная литература о Николае Ивановиче Вавилове. Бурная, стремительная река добрых чувств, восхищения и поклонения разрушила преграду, нарочито воздвигнутую безответственными людьми злой воли, руководившими порочным фанатизмом и воинствующим невежеством своих последователей. Недаром сам Николай Иванович когда-то любил повторять, что из всех болезней самая опасная — невежество.

Кратко напомним о ранних годах жизни Н. И. Вавилова. Он родился в Москве 26 ноября 1887 г. Отец его был способным коммерческим деятелем, прошедшим через трудное детство. Он искренне любил своих сыновей, Николая и Сергея (впоследствии ставших гениальными русскими учеными), дочь Лидию, микробиолога, скончавшуюся в годы своей молодости, и Александру, ставшую потом врачом. Николай был помещен отцом в Московское коммерческое училище. Его же влекло к себе естествознание.

По окончании училища Н. И. поступил в Московский сельскохозяйственный институт (позднее удачно переименованный в Петровско-Разумовскую сельскохозяйственную академию, имевшую в прошлом славную историю и научные традиции).

В студенческие годы Н. И. выделялся среди товарищей своей одаренностью, познаниями и способностями к самостоятельному научному мышлению. Будучи студентом 3-го курса, он выступил на торжественном заседании Академии, посвященном 100-летию со дня рождения Ч. Дарвина (в 1909 году), с докладом «Дарвинизм и экспериментальная морфология». В 1910 г. Н. И. окончил институт. К этому времени уже определился интерес Н. И. к проблемам патологии растений, и он написал свою первую научную работу под наименованием «Голые слизни (улитки), повреждающие поля и огороды в Московской губернии». Московское губернское земское управление за практическое значение

рукописи опубликовало ее отдельной книгой, а Московский политехнический музей, всегда бывший и ныне оставшийся Обществом знаний, удостоил книгу Н. И. премией имени основателя Музея А. П. Богданова.

После окончания Института Н. И. был оставлен там для подготовки к профессорскому званию. Судьба привела его на кафедру Частного земледелия, руководителем которой был в то время, оставаясь им до самой смерти, великий физиолог и агрохимик Дмитрий Николаевич Прянишников. С тех пор возникло как бы изваяние дружбы и научного содружества двух корифеев. Впоследствии, в 40-х годах, Дмитрий Николаевич мучительно страдал из-за того, что он, учитель Николая Ивановича, пережил его. Известно, что, преодолевая барьеры, он добрался до Берия, вершителя судеб многих мужей науки, но встретил лишь грубое нравоучение.

Работая у Д. Н., Николай Иванович одновременно стал учеником и сотрудником основоположника отечественной селекции сельскохозяйственных растений профессора Дионисия Леопольдовича Рудзинского, основавшего Селекционную станцию при Московском сельскохозяйственном институте. Николаю Ивановичу везло на корифеев! Это всегда было проявлением взаимного тяготения. Помимо Д. Н. Прянишникова и Д. Л. Рудзинского, Николай Иванович в первые годы своего научного развития сблизился с такими высокоталантливыми деятелями селекции и микологии, как Сергей Иванович Жегалов и Артур Артурович Ячевский. Н. И. попал в плеяду крупнейших исследователей начала века.

Некоторое время он был практикантом в Бюро по прикладной ботанике Ученого комитета при Министерстве земледелия. Там он привлек внимание Роберта Эдуардовича Регеля, опять-таки корифея в области прикладной ботаники. Это имело огромные последствия.

В Московском сельскохозяйственном институте Н. И. формировался как ботаник и иммунолог. Его увлекала проблема устойчивости и восприимчивости видов и сортов пшеницы, всего рода *Triticum*, а также физиологические и генетические основы иммунитета. В 1913 г. он получил командировку в Англию, где сперва работал в Мертоне в Институте садоводства им. Джона Иннеса (John Innes Horticultural Institution), где директором состоял крупный генетик Уильям Бэтсон. Именно там Н. И. воспринял генетическую школу; в этой отрасли Н. И. всегда считал себя учеником Бэтсона. Опыты по изучению устойчивости и восприимчивости пшениц к болезням Н. И. проводил одновременно в Мертоне (Англия) и в Москве, — чтобы выяснить значение географического фактора в проблеме иммунитета. В своих опытах Н. И. использовал не только отечественную коллекцию пшениц, но и крупнейшую для того времени в мире коллекцию Джона Персиваля (John Percival), университетского профессора ботаники в Ридинге, подготавливавшего моногра-

фию пшениц земного шара. Эта знаменитая монография (The Wheat Plant, a monograph) вышла в свет в 1921 г. В предисловии к своей книге Джон Персиваль выразил признательность Н. И. Вавилову за предоставленную ему коллекцию пшениц Средней Азии. Первые исследовательские работы мирового значения, касающиеся именно иммунитета растений, были опубликованы в 1913—1919 гг. в России и в 1914 г. в Англии (Journal of Genetics, vol. IV, № 1).

В дальнейшем Н. И. на протяжении своей творческой жизни неуклонно развивал свои идеи в области иммунитета растений, распространив их на многие культурные и родственные им дикие растения, используя мировую коллекцию, созданную им во Всесоюзном институте растениеводства, а также географическую сеть опытных станций Института как базы для сравнительного изучения опытных растений in vivo.

В годы пребывания в Англии Н. И. работал не только в Мертоне у Бэтсона, несколько месяцев он провел в генетических лабораториях Пённета и Бивена. Старейший генетический журнал «Journal of Genetics» был основан этими учителями Н. И. Вавилова — Бэтсоном и Пённетом.

На обратном пути из Англии Н. И. некоторое время изучал лаборатории знаменитой генетико-селекционно-семеноводческой фирмы Вильморенов. Фирма эта существует с 1781 г., процветает и сейчас. Это не просто коммерческая фирма, это оригинальное исследовательское учреждение со сложившимися научными традициями. Здесь были заложены основы селекции пшеницы, сахарной свеклы, фасоли, картофеля и других растений. Все Вильморены были научными деятелями и селекционерами. Н. И. Вавилов постоянно был дружески и идейно связан с Вильморенами.

Преподавательская деятельность Н. И. началась на Голицынских женских высших сельскохозяйственных курсах в Москве еще до поездки в Англию. В 1917 г. он был избран профессором генетики, селекции и частного земледелия Воронежского сельскохозяйственного института и в то же время профессором агрономического факультета Саратовского университета.

В саратовский период, хотя он и был коротким, взошла звезда Н. И. Вавилова-ученого. Там он отобрал коллектив молодых последователей его идей, студентов университета, и вместе с ними произвел экспедиционное обследование полевых культур Юго-Востока европейской части СССР. Результатом экспедиции явилось опубликование первой советской региональной монографии по видовому и сортовому составу полевых возделываемых растений. Книга называлась «Полевые культуры Юго-Востока» (230 стр.). Издать удалось ее лишь в 1922 г.

В предисловии автор писал: «Вопросы выбора возделываемых растений, сортов, смены одних культур другими, замены старых сортов но-

выми, оценка сортов — вот преимущественно проблемы, на которые дает краткий ответ настоящий очерк». Эта книга, несмотря на ее краевое по масштабу значение, явилась образцом изучения и познания растительных ресурсов и была первым контуром ботанико-географических планов Н. И. Вавилова.

В Саратове Н. И. уже обобщил все, что довелось наблюдать на многих коллекционных посевах Московской селекционной станции, мировой коллекции пшениц у Персиваля в Англии, различных культур у Вильморена, на своих коллекциях в Саратове и пр. Это обобщение в своем логическом завершении оказалось великим событием в познании эволюции культурных растений, равным по своему значению открытиям Иоганна Грегора Менделя в генетике и Дмитрия Ивановича Менделеева в химии. Оно получило наименование «закон гомологических рядов в наследственной изменчивости».

В те годы в Петербурге находилось «Бюро по прикладной ботанике» (основано в 1894 г.). В течение первых десяти лет, имея незначительный бюджет, Бюро только намечало программу своих будущих работ. В 1905 г. скромное Бюро возглавил крупный ботаник Роберт Эдуардович Регель. Он дал правильное направление этому учреждению, выразив его следующими фразами: «Прикладная ботаника — специальная ботаника возделываемых и полезных, а также сорных растений... Не только ботаникам, но и агрономам, лесничим и хозяевам, какою бы отраслью хозяйства они не занимались, надо знать в точности, какие именно растения они изучают, наблюдают или культивируют... Должно быть обращено особое внимание на установление константных (наследственных) свойств отдельных рас и разновидностей и их биологических особенностей».[1] Задачи, как видим, довольно скромные в сравнении с огромной программой, сложившейся через 15 лет у Н. И. Вавилова. Все же Р. Э. Регель был несомненным предшественником Н. И. Вавилова. Особенное значение приобрело его монографическое изучение ячменей России. Из его посмертных работ весьма ценной является книжка «Хлеба России». В 1908 г. он основал журнал «Труды Бюро по прикладной ботанике».

20 января 1920 г. Р. Э. Регель скончался от сыпного тифа в селе Грахово Вятской губернии.

С 1920 г. руководство в Бюро перешло к Н. И. Вавилову. Началось углубление работ, выразившееся в том, что в круг исследований вовлекалось все большее и большее число растений, а работа с ними уже не могла ограничиваться одним систематико-географическим изучением. Прикладная ботаника стала комплексом дисциплин. Выросли новые науки и дисциплины — генетика, цитология, биохимия, частная физио-

[1] «Труды Бюро по прикладной ботанике», т. I, 1908, стр. 1—2.

логия растений, — которые и были привлечены Н. И. Вавиловым к изучению эволюции и к широкому использованию культурных растений.

После опубликования первого издания «Закона гомологических рядов» приглашение Н. И. Вавилова на руководящую роль в прикладной ботанике было единственно правильным решением. Еще до этого он уже как бы вступил в полемику с Р. Э. Регелем по вопросу о происхождении гладкоостных ячменей. Он опроверг на изобильном экспериментальном материале мнение Р. Э. Регеля о мутагенном происхождении гладкоостных форм ячменя (мутанты типа утери гена) из зарубежных рас и доказал происхождение существующих в природе гладкоостных ячменей путем естественной гибридизации различных зарубежных рас между собою. Сказалась большая генетическая школа Н. И. Вавилова, чего не было у Р. Э. Регеля.

Еще в 1917 г. Н. И. опубликовал поистине блестящую работу «О происхождении культурной ржи». Эта работа надоумила меня, тогда молодого ботаника в Тифлисском ботаническом саду, серьезно заняться изучением сорнополевой ржи в Закавказье. Был собран обширный материал в горных районах Восточной Грузии и нагорного Карабаха, который не только подтвердил открытие Н. И. Вавилова, но и продемонстрировал огромное систематическое внутривидовое разнообразие сорнополевой ржи, спонтанно засоряющей посевы мягких пшениц и даже выходящей в чистые ржаные травостои на северных склонах. Эта сорнополевая рожь была выделена сперва в подвид (*S. cereale* L. ssp. *segetale*), затем Р. Ю. Рожевицем — даже в самостоятельный вид (*Secale segetale*), а ныне, после обстоятельных цитогенетических исследований Куша (Khush) в Дэвисе, снова, как таксон, считается подвидом.

Приведенные мною фрагменты из творческой деятельности Н. И. Вавилова до вступления на пост заведующего Бюро по прикладной ботанике свидетельствуют о том, что руководителем Бюро стал высокоэрудированный, необычайно одаренный генетик, иммунолог и ботанико-географ. Естественно, поэтому, что он добился преобразования Бюро во Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур. Это произошло в 1924 г.

Одной из особенностей деятельности Института явилось сочетание теоретических вопросов с практической деятельностью. Главная цель всех работ Института заключалась в наиболее полном использовании полезных для народов свойств растений земного шара, в более существенном преобразовании растений для нужд человечества и в познании эволюции культурных растений.

Н. И. Вавилов начал свою деятельность в Институте как теоретик интродукции растений. Наша страна имеет огромную территорию, простирающуюся на 10 тыс. км с запада на восток и на 4.5 тыс. км с севера на юг. На такой территории, конечно, большое разнообразие кли-

матов и почв, поэтому необходимо было соответственное разнообразие культурных растений и их сортов.

Известно, что 5 стран на земном шаре полностью основали свое растениеводство на иноземных растениях. Это — США, Канада, Аргентина, Австралия и Южно-Африканская Республика. Италия времен империи Рима не знала таких растений, как рис, цитрусы, картофель, фасоль, томат, табак и другие, которые теперь легли в основу итальянской сельскохозяйственной экономики.

Интродукция в старой России до 1914 г. велась от случая к случаю, эпизодически. Больше повезло нашим субтропикам. Имена Краснова, Стевена, Гартвиса и других деятелей субтропиков связаны с интродукцией большого числа растений для юга. Для умеренных широт начали заниматься интродукцией со времени основания Бюро по прикладной ботанике, возглавляемого Р. Э. Регелем. Он рассылал анкеты по России и просил присылать местные сорта. Настоящая же плановая и широкая интродукция началась с первых лет советского строя.

Наша страна часто испытывает засухи и суровые зимы, нередко нас постигает гибель озимых хлебов. Это насторожило Владимира Ильича Ленина, и по его инициативе была организована Всесоюзная академия сельскохозяйственных наук. Надо было совершить в стране всестороннюю сортосмену. За это взялся Николай Иванович Вавилов. При его консультации началась замена прежде всего коротковолокнистых малоценных азиатских и африканских видов хлопчатника на территории среднеазиатских республик новыми средне- и длинноволокнистыми сортами американских видов. Затем началась выписка лучших селекционных сортов из разных стран земного шара — тысячи центнеров пшеницы, ячменя, овса, кукурузы, других культур.

Об этой миссии Николая Ивановича Вавилова мало кто вспоминает. Начались поиски староместных сортов и популяций; они имели очень большое значение для того, чтобы селекционеры Советского Союза получили в свои руки ценный исходный материал. Николай Иванович даже решился на то, чтобы организовать Бюро интродукции в Нью-Йорке под руководством русского агронома Бородина, который на месте вел интродукцию из года в год. Не была пропущена ни одна сколько-нибудь значительная селекционная или опытная станция. Использованы были знаменитые канадские яровые пшеницы, шведские овсы, сорта картофеля и кукурузы США, ячмени Чехословакии и мн. др. И сейчас еще на полях нашей страны сохраняются ценные зарубежные сорта, которые в свое время были выписаны Николаем Ивановичем; и сейчас на полях возделываются такие сорта пшеницы, как Диамант, а в недавнее время Гурон, Гарнет и др. Николай Иванович отлично представлял себе, что страна, у которой такое разнообразие климатов, от полярных до субтропических, нуждается в мировых ресурсах. Со-

вершив сортосмену, он приступил к созданию теоретических основ интродукции. Это потребовало путешествий.

Еще в 1916 г. он лично отправился в Иран, а на обратном пути на Памир, в 1923—1924 гг. вместе с агрономом Д. Д. Букиничем он совершил трудную экспедицию в Афганистан; на обратном пути посетил Бухару, Хорезм. В 1926 г. он отправился по странам Средиземноморья: по Сирии, Палестине, Иордании, Кипру, Тунису, Алжиру, Марокко, Криту, Греции, Италии и др. Через год, в 1927 г., он совершил еще более трудную экспедицию караванным путем в Эфиопию и Эритрею; в 1929 г. — в Западный Китай, Японию, на Тайвань; в 1930 г. — в Мексику и Центральную Америку; в 1933 г. — в Перу, Чили, Аргентину, Уругвай, Тринидад, на Кубу. Кроме того, он объехал США и все страны Западной Европы.

Одновременно его сотрудники С. М. Букасов, С. В. Юзепчук, В. Е. Писарев, П. М. Жуковский, М. Г. Попов, В. В. Маркович двинулись в древние земледельческие страны. Сложным экспедиционным путем Вавилов и его сотрудники создавали мировую коллекцию. В итоге с 1923 до 1940 г. было совершено 180 экспедиций, из них 140 по Советскому Союзу и 40 по зарубежным странам. Были использованы для поисков растительных ресурсов 65 стран земного шара. К 1940 г. мировая коллекция института Вавилова состояла из 250 000 образцов, из них пшеницы 36 000 образцов, кукурузы 10 022, зернобобовых 23 636, кормовых 23 200, овощных 17 955, плодовых 12 650, и т. д.

Следует отметить, что экспедиции Н. И. Вавилова и его сотрудников были чрезвычайно дешевыми и обычно осуществлялись одним-двумя людьми. Надо все же сказать, что США не уступали Советскому Союзу в поисках растительных ресурсов, а теперь, к сожалению, значительно опередили нас. Но они прежде не были вооружены вавиловской теорией генцентров культурных растений.

В путешествиях Вавилов стал картографом. Все наносилось на карты: маршруты, площади посевов, ареалы и т. д. Начато было составление проф. И. Ф. Макаровым мировой карты земледелия и карты земледелия Советского Союза.

Собирая огромную коллекцию, Николай Иванович при этом предвидел необходимость рассредоточения этой коллекции. Для этого в системе института была организована географическая сеть опытных станций. Различные культуры распределялись по различным опытным станциям. Была проведена специализация опытных станций по отдельным культурам.

Главные достижения Института неразрывно связаны с личностью Н. И. Вавилова. На миг вернемся к первому периоду научной деятельности Н. И. Еще в 1919 г. была опубликована его монография «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям». В то время существо-

вало несколько теорий иммунитета растений. К одной из них относятся все случаи проявления устойчивости благодаря механическим особенностям строения органов, препятствующим проникновению паразита в ткани растения. Этот тип устойчивости Н. И. предложил называть механическим, или пассивным, иммунитетом. Другой тип устойчивости обусловлен активной сопротивляемостью клеток растения-хозяина как следствием сложной физиологической реакции на внедрение паразита. Н. И. Вавилов назвал такой тип устойчивости физиологическим, или активным, иммунитетом.

Впоследствии Т. Д. Страхов показал гистологическую картину развития паразита во внутренних тканях хозяина, восприимчивого или устойчивого к данному паразиту. Это очень ценная работа для диагностических целей. Если сорт устойчивый, то мицелий паразита, первоначально развиваясь, вскоре вакуолизируется и затем происходит лизис; паразит погибает.

Н. И. Вавилов подытожил литературные данные по явлениям гуморального и биохимического порядка, а также о значении осмотического давления, концентрации водородных ионов в почве, значении органических кислот в борьбе хозяина с паразитом.

Основой учения Н. И. Вавилова был генотипический иммунитет. Подобных исследований не было и даже теперь они продолжены лишь в работах отдельных лиц (Flor, Leppik в США, П. М. Жуковский в СССР). Н. И. Вавилов исследовал реакцию хозяина на внедрение паразита, имея в виду генетическое положение какого-либо вида в пределах рода, выясняя, является ли весь род иммунным или только определенные виды в пределах рода.

Особое внимание Николай Иванович уделил пшенице. В роде *Triticum* оказалось, что иммунитет может служить систематическим признаком для таксономии. Впервые удалось доказать, что наиболее устойчивыми являются диплоидные пшеницы, маловосприимчивыми являются тетраплоидные и сильно восприимчивыми к болезням оказываются гексаплоидные виды *Triticum*. Среди тетраплоидных видов он обнаружил пшеницу, которую все относили к виду *T. vulgare*, но которая оказалась весьма устойчивой к мучнистой росе (*Erysiphe graminis*). Вавилов усомнился в принадлежности ее к мягким пшеницам и описал как новый вид, опираясь на ее исключительный иммунитет. Впоследствии оказалось, что это действительно новый вид из группы тетраплоидных, а не гексаплоидных пшениц.

Таким образом, Н. И. положил в основу иммунности кариотипы и геномы у пшеницы. Это был генотипический подход к иммунитету.

Николай Иванович показал селекционерам, генетикам и ботаникам, что иммунитет связан с генетической природой растения, что реакция

растения-хозяина на внедрение паразита определяется генетическим положением хозяина сравнительно с другими близкими видами.

Николай Иванович настойчиво проводил идею генотипического иммунитета (хотя он применял термин «физиологический иммунитет»). Однажды он высказал мысль о том, что иммунные виды (тогда еще верили в иммунитет целых видов) надо искать на их родине.

Кроме того, Николай Иванович изучал приобретенный иммунитет и наряду с другими исследователями пришел к выводу, что причины приобретенного иммунитета еще не ясны. В настоящее время мы думаем, что если иммунитет приобретается в онтогенезе, значит произошла мутация. Мутации устойчивости к болезням в настояшее время нередко получаются искусственно применением ионизирующих излучений. Николай Иванович придавал большое значение несовпадению циклов развития хозяина и паразита. Часто хозяину удается уйти от поражения, если он скороспелый. Кроме того, Н. И. придавал особо важное значение наличию физиологических рас гриба и показал, что количество этих рас иногда очень велико.

Изучал Н. И. также соотношение факторов среды и иммунитета, влияние температуры, влажности, аэрации почвы, света, удобрения и т. д.

Особенно интересовал Н. И. групповой иммунитет. Для селекционера очень важно выводить сорта, которые являются устойчивыми не к одной расе, а к целой популяции физиологических рас. В результате многолетних наблюдений он предложил хорошую шкалу устойчивости пшениц к видам ржавчины, которая применяется и сейчас. Н. И. считал, что «иммунитет связан с биологической специализацией паразитов по родам и видам растений и обусловлен процессом дивергенции хозяина и паразита в их эволюции».

Теория генотипического иммунитета Н. И. Вавилова более всех других помогает селекционерам подбирать исходный материал для селекции на устойчивость к болезням и вредителям.

И теория иммунитета, и закон гомологических рядов были опубликованы Н. И. Вавиловым еще до создания Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур. Отдельные факты гомологической изменчивости известны были Дарвину. В 1865 г. Дюваль-Жув (Duval-Jouve) наблюдал их у насекомых. Но Н. И. Вавилов впервые разобрался в совокупности многочисленных фактов и доказал закономерности гомологической изменчивости не только для видов, но и для близких родов. Отдельные признаки или ряды признаков одинаково проходят не только у генетически близких видов и родов, но даже у разных семейств. Ряды гомологической изменчивости выявляются не только морфологическими признаками, но и физиологическими и анатомическими. Такие явления, как фасциации, гетерозис гибридов 1-го

поколения, спонтанные и искусственные мутации, возникновение конвергентных физиологических рас паразитов в отдаленных географических районах, цитоплазматическая мужская стерильность, — все эти вновь открытые закономерности огромного эволюционного и практического значения, словно магистрали изменчивости, образуют гомологические ряды. Молекулярная биология, как и химия, имеет свою точную систему.

Преобразовав Бюро по прикладной ботанике во Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур (1924 г.), создавая мировую коллекцию возделываемых растений путем экспедиций по СССР и в разные страны земного шара, Н. И. Вавилов открыл новые закономерности уже в области ботанико-географических основ селекции, в области происхождения культурных растений, построив теоретические основы интродукции растений в целях дальнейшей селекции их.

Мировая коллекция Института стала совокупностью видовых и внутривидовых таксонов и генотипов. Всестороннее изучение этой коллекции позволило Вавилову разработать дифференциально-систематический метод изучения полиморфных видов культурных растений. Им была опубликована классическая работа «Линнеевский вид как система». Н. И. дал такую формулу вида: «Линнеевский вид — это обособленная, подвижная, морфо-физиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом». Так как внутривидовые таксоны изучались в Институте Вавилова in vivo, с оценкой по потомству в течение нескольких лет, то получалось, что его метод основан на изучении генотипов, а не фенотипов, как это бывает с систематиками, описывающими иногда новые виды по ненадежному гербарному материалу. Дифференциальный метод обеспечил в Институте Вавилова монографическую обработку многих родов растений, в которые входят культурные виды. Это относится к пшенице, ячменю, овсу, ржи, чечевице, винограду, груше, льну, смородине, малине, люцерне, сое, картофелям (т. е. диким и культурным клубненосным видам секции *Tuberarium*) и мн. др.

В плане своей концепции «Линнеевский вид как система» Вавилов принялся за создание огромного многотомного труда — трилогии «Культурная флора», «Биохимия культурных растений» и «Апробация культурных растений». Это было одним из проявлений той цепной реакции, которая началась с приходом Вавилова в Институт и с организацией обширных исследований.

В 1926 г., почти через 50 лет после издания классической книги А. Декандоля «L'origine des plants cultivées», Н. И. Вавилов издал свою книгу «Центры происхождения культурных растений». Это было первое описание очагов происхождения культурных растений и их связи с дикими родоначальниками. Если у Декандоля в основу его книги были положены исторический и лингвистический методы, то в основу

«Центров» Вавилова был положен ботанико-географический и генетический методы. Продолжение и развитие этой книги было опубликовано в небольшой по объему книге «Ботанико-географические основы селекции». Затем последовала серия публикаций, в которых описывались растительные ресурсы разных стран: Мексики, Западного Китая, Афганистана, Испании и др.

Открытие очагов происхождения культурных растений в Андах Латинской Америки было сенсацией в мире селекционеров и генетиков. По следам С. М. Букасова и С. В. Юзепчука в Анды устремились ботаники и селекционеры Германии, Англии, США, Швеции, Голландии. Сами латиноамериканские ботаники, которые не смогли раньше разобраться в собственной флоре, также организовали серию экспедиций (Аргентина, Перу, Боливия, Мексика). Крупный английский ботаник Хокс провел три года в Венесуэле; оттуда он совершал рейсы по центрам происхождения картофеля; и сейчас он ежегодно посещает родину картофелей. Н. И. Вавилов открыл новую страницу в истории картофеля.

Эрудиция и обобщающий дар Вавилова позволили ему открыть закономерности географического распределения доминантных и рецессивных генов культурных растений, а также установить закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Многие рецессивные признаки проявляются на периферии ареала, например восковой эндосперм кукурузы, восковидный тип сухих семядолей бобовых, брахические формы кукурузы, белоцветковые формы бобовых и льна, безлигульные формы пшеницы и мн. др.

Причиной этого является гомозиготность таксонов на периферии ареала. Теория сосредоточения доминантных генов в центре происхождения культурного линнеона и рецессивных генов на периферии его ареала изложена Н. И. Вавиловым в его статье «Географические закономерности в распределении генов культурных растений»; написана она была на борту парохода «Криспи» в Средиземном море, в 1927 г. Этой теорией генцентров пользуются экспедиции FAO в страны древнего растениеводства.

Одним из общих вопросов явилась проблема географической изменчивости растений, т. е. изменчивости признаков в зависимости от географического места возделывания (например, в зависимости от широты и долготы, от почв и климата, от долготы дня и т. п.). Н. И. Вавилов знал, что всякое вещество образуется, но не всякое накопляется. Н. И. организовал в 1923 г. так называемые географические посевы. Надлежало выяснить, как изменяются качественные и количественные биохимические и физиологические свойства и как влияет среда на наследуемость их. Первоначально опыты охватили 115 пунктов. Самый северный пункт находился за Полярным кругом (67.5° сев. широты),

самый южный в Туркмении, восточный — близ Владивостока, западный — в Каунасе (Ковно) в Литве. В состав изучаемых растений вошли все основные полевые культурные растения, длиннодневные и короткодневные. Изучались изменчивость вегетационного периода, количество и качество белка и крахмала у хлебных и бобовых растений, содержание жирного масла в семенах, устойчивость и восприимчивость к болезням и вредителям, клубнеобразование у видов картофеля, способность к образованию корнеплодов у репы и редьки, и мн. др.

Выводы опытов по географической изменчивости послужили после обобщения разнообразных данных основой для районирования многих сортов и ряда новых культур. Исследования показали, что продвижение пшеницы на 37° по долготе с запада на восток, а именно от 33 до 70° долготы, при той же широте увеличивало содержание белка в сортах пшеницы с 11.6 до 21.1%. Картофель одного и того же сорта при перемещении его с севера на юг на каждый градус широты теряет 0.5% крахмала.

Кроме географической изменчивости, под руководством Н. И. решалась проблема горно-зональной изменчивости. Н. И. доказал, что именно в горных поднятиях Восточной и Южной Азии, Кавказа, Малой Азии, Эфиопии и Анд сосредоточено наибольшее видовое и внутривидовое разнообразие (часто эндемичное) культурных растений. Помимо экологических различий, в горных районах (притом на ограниченных пространствах) большое значение имеет фактор изоляции, приводящий, в условиях вынужденного инбридинга, к накоплению рецессивных признаков (безлигульная рожь, инфлятный колос, самофертильные и многолетние формы ржи и клевера, и пр.). В 1936 г. Н. И. Вавилов сделал доклад в АН СССР «Мировой опыт земледельческого освоения высокогорий».

Николай Иванович установил 60 агро-экологических областей в растениеводстве земного шара. До Вавилова господствовала гипотеза Майра о так называемых климатических аналогах. Она, конечно, имеет свое существенное значение, но все же Вавилов успешно заменил ее экологическими аналогами. Он был против увлечения климатическими аналогами. В самом деле, территорию за Полярным кругом нельзя считать аналогом Боливии и Эфиопии. Тем не менее Вавилов подметил, что благодаря длинному дню на Севере, за Полярным кругом, наблюдается ускоренный темп развития и там успешно вызревают абиссинские ячмень и зернобобовые, перуанская настурция, мексиканские георгины и т. д. Климатических аналогов здесь найти нельзя. Параллельная экологическая изменчивость была подмечена Вавиловым правильно.

Вавиловым было начато и успешно развито продвижение растениеводства в новые районы. Это большая государственная деятельность. Благо-

даря работам Николая Ивановича существует растениеводство за Полярным кругом. Им была организована там первая Полярная опытная станция. Организованы были форпосты растениеводства в Западном Казахстане, в Кара-Кумах, а также высокогорное растениеводство на Памире.

Вавиловым и коллективом его сотрудников был написан трехтомный труд «Теоретические основы селекции», фундаментальное руководство по генетике, селекции и сортоведению. Противники этих основ оказались не в состоянии написать что-либо заменяющее. Кроме того, Н. И. Вавилов издал специально свою книгу «Научные основы селекции пшеницы». Генетические работы были вообще сильно развиты в институте. Под руководством Н. И. были произведены циклические скрещивания в родах *Triticum*, *Hordeum*, *Avena*, *Pisum*, *Linum*, *Gossypium*, в секции *Tuberarium* рода *Solanum* и многих других вплоть до цитрусовых. Открыто было явление амфидиплоидии (Г. Д. Карпеченко), основано учение о кариотипах (Г. А. Левитский), открыт полиплоидный ряд диких и культурных видов картофеля (В. А. Рыбин), начаты первые работы по межлинейной гибридизации кукурузы (Н. Н. Кулешов).

Научный путь Н. И. Вавилова, несмотря на множество препятствий и горьких обид, разбросанных на пути, представляется нам как аллея блистательных побед. Автор закона гомологических рядов в наследственной изменчивости; автор теории происхождения культурных растений; автор теории географического распределения генцентров; автор теории генотипического иммунитета, ботанико-географических основ селекции, научных основ селекции пшеницы; автор монографии о линнеевском виде как сложной морфо-физиологической системе таксонов; автор основ интродукции, основ селекции и географической изменчивости растений; организатор смены старых сортов новыми по всей территории своего отечества; организатор продвижения растениеводства на Крайний Север, а также в зоны полупустынь, пустынь и высокогорий Средней Азии и Кавказа; организатор монографий по отдельным культурам, сети опытных станций, первоклассного научного журнала по прикладной ботанике, генетике и селекции; путешественник по четырем континентам земного шара, — таким вошел в историю мировой и отечественной науки Николай Иванович Вавилов, советский великий ученый необычайной эрудиции и созидания в области основ биологии, географии и растениеводства.

Говорят, что жизнь состоит из гонки и пауз. Н. И. Вавилов не знал пауз, не знал отдыха, кроме 4—5-часового сна в сутки; не знал отпусков и развлекательного, созерцательного туризма. Он не выносил людей, которые думают, как бы «поскорее добраться до дома и поставить долгоиграющую пластинку».

Н. И. Вавилов отлично дирижировал ансамблем своих сотрудников. Он отбирал их по одаренности, перспективности и эрудиции. Среди них

были классики ботаники, генетики и селекции. Н. И. Вавилов напоминал мне вулкан Стромболи в Средиземье, который, вечно пылая, служит морякам естественным маяком.

За труды по географии растений, за исследования происхождения культурных растений и иммунитета растений ему в числе первых ученых в 1926 г. была присуждена Ленинская премия. За географический подвиг его экспедиции по Афганистану он был награжден Географическим обществом СССР золотой медалью имени Н. М. Пржевальского.

Долго перечислять обязанности и признания заслуг Н. И. Вавилова. Он состоял директором Государственного института опытной агрономии (1923—1929 гг.), основателем и директором Института генетики АН СССР (1930—1940 гг.), первым Президентом Всесоюзной академии с.-х. наук им. В. И. Ленина (1929—1935 гг.), Президентом Географического общества СССР. Он был членом многих зарубежных академий.

Не раз отмечалось, что Н. И. Вавилов был избран членом Королевского общества в Лондоне (Английская академия наук), членом Королевского общества в Эдинбурге (Шотландская академия наук), членом-корреспондентом Академии наук в Галле, почетным членом Всеиндийской академии наук, членом-корреспондентом Чехословацкой академии сельскохозяйственных наук, почетным членом Американского ботанического общества, Садоводческого общества в Лондоне, членом Нью-Йоркского географического общества, почетным членом Британской ассоциации биологов, членом многих других научных обществ. Ему было присвоено звание доктора Университета в Брно и Софийского университета. Имя Вавилова помещено на первой странице крупнейшего международного журнала «Heredity» («Наследственность») наряду с именами Дарвина, Линнея, Менделя. Эти имена обрамлены рамкой почета. Н. И. Вавилов избирался президентом и вице-президентом международных научных конгрессов.

В 1949 г. в США вышла из печати обширная сводка работ Н. И. Вавилова (Vavilov N. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Chronica Botanica, v. 13, 1949—1950).

На протяжении 10 лет (1926—1935 гг.) он состоял членом ЦИК СССР, а также членом ВЦИК. Его удостаивали также избранием в депутаты Ленинградского Областного Совета.

Портреты Н. И. Вавилова я видел за рубежом во время своих поездок повсюду, в том числе в странах Латинской Америки. Его личное обаяние и огромный научный авторитет сделали бессмертным его имя. Сейчас имя Н. И. Вавилова во время поездок служит как бы визой.

Когда в генетике произошла сенсация — Мёллер впервые получил экспериментальную мутацию путем ионизирующего излучения, — Вавилов немедленно пригласил его в Советский Союз, и он жил и работал

среди нас. Вавилов также пригласил из Болгарии талантливого генетика Дончо Костова.

Н. И. Вавилов обладал неотразимым обаянием, простотой, душевностью. С начала 20-х годов нашего века слава его росла по Союзу. Он знал свою страну; многие провинциальные селекционные учреждения видели его у себя; он специально ездил ко многим «звездам» и новым «звездочкам» на горизонте селекции. Очень многим людям науки он помогал, настойчиво ходатайствуя о назначении пенсии, пособий и т. п. Это был добрый и сердечный товарищ.

Наряду с поклонниками были и зубоскалы, сочинявшие пошлые стихи по поводу закона гомологических рядов.

Николай Иванович имел двух сыновей — Олега и Юрия. Олег был талантливым физиком. Увлекшись альпинизмом, он в расцвете молодости погиб в горах Кавказа. Другой сын, Юрий Николаевич, одаренный физик, ныне здравствует и полон забот об охране величия своего отца.

Женой Н. И. была Елена Ивановна Барулина, крупный научный сотрудник ВИРа.

Начиная с 1932 г. Н. И. Вавилову становилось все труднее руководить ВИРом и осуществлять свои идеи.

После того как он был смещен с поста президента, на все тематические планы и докладные записки в Президиум ВАСХНИЛ он получал резкие письменные ответы, подписанные одним из вице-президентов и ученым секретарем. Эти ответы сохранились в архиве. Н. И. Вавилову в резкой форме предлагалось перейти на новые, псевдонаучные теоретические позиции; ассигнования на исследования все более сокращались.

Трагический конец Николая Ивановича был предрешен: 6 августа 1940 г. Н. И. Вавилов был арестован в Черновцах. Через $2^1/_2$ года он скончался, — 26 января 1943 г. Лишь через 13 лет, в августе 1955 г., Николай Иванович Вавилов был посмертно реабилитирован.



БИБЛИОГРАФИЯ ТРУДОВ Н. И. ВАВИЛОВА*

1910

Голые слизни (улитки), повреждающие поля и огороды в Московской губернии. Отчет об исследованиях, произведенных по поручению Московской губернской земской управы осенью 1909 года. — М., Губ. зем., 1910, 55 с., табл. 4 вкл. л. рис. и карт.

Протравливание семян перед посевом. (О борьбе с головней). — Хуторянин, 1910, № 15, с. 558—560.

Опрыскивание как средство борьбы с осотом. (*Cirsium arvense* Scop.). — Хуторянин, 1910, № 37, с. 1492—1494, рис.

Опыт протравливания семян, зараженных головней. — Хуторянин, 1910, № 38, с. 1543—1545.

1911

Как избавиться от грибка. — Нужды дер., 1911, № 4, стб. 119—120.

1912

Генетика и ее отношение к агрономии. — В кн. Отчет Голицынских женских сельскохозяйственных курсов за 1911 год по хозяйственной и за 1911—1912 учебный год по учебной части. М., типолит. Рихтер, 1912, с. 77—87, 1 вкл. л. табл.

Анатомическое исследование нескольких рас овса в связи с вопросом о соотношении физиологических свойств с анатомическими коэффициентами. — Ж. опытн. агр., 1912, т. 13, кн. 6, с. 830—861, табл. [Совместно с О. В. Якушкиной]. Текст на русск. и нем. яз.

1913

Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов. — Тр. сел. ст., 1913, вып. 1, с. 1—110, табл., 4 вкл. л. рис.

Очерк современного состояния учения об иммунитете хлебных злаков к грибным заболеваниям. — Там же, с. 113—158. Литература 89 назв.

Гибрид обыкновенной пшеницы (*Triticum vulgare* Vill.) с однозернянкой (*Triticum monococcum* L.). — Тр. Бюро прикл. бот., 1913, т. 6, № 1, с. 1—19, рис., 1 вкл. л. рис. Резюме на нем. яз.

Агрономическая секция Британской научной ассоциации в 1913 г. (Письма из Англии). — Вест. с. х., 1913, № 41, с. 10—14.

---

* Перепечатана из «Материалов к биобиблиографии ученых СССР» (Серия биологических наук, вып. 6, Изд. АН СССР, 1962), дополнена до 1965 г. включительно.

1914

Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplified in cereals. [Иммунитет к грибным заболеваниям как физиологический критерий в генетике и систематике на примере хлебных злаков]. — J. Genet., 1914, v. 4, № 1, p. 49—65. Literature 18 names.

1916

Очерк учения о трансплантации (прививке) растений. — Сад и огород, 1916, т 32, № 1, с. 10—19; т. 32, № 2—3, с 50—63. Литература 13 назв.

1917

Современные задачи сельскохозяйственного растениеводства. Вступительная лекция в курсе частного земледелия, читанная в сентябре 1917 г. на Саратовских высших сельскохозяйственных курсах. Саратов, 1917, 19 с., 1 вкл. л. табл.

То же. — С.-х. вестн. Юго-Востока, 1917, № 19—21, с. 3—10, табл.

О происхождении культурной ржи. — Тр. Бюро прикл. бот., 1917, т. 10, № 7—10, с. 561—590, илл., 4 вкл. л. илл. Резюме на англ. яз.

Реф.: Рид (Reed, G. M.). Мучнистая роса овса и пшеницы — Ж. опыт. агр., 1917, т. 18, кн. 1, с. 27.

1919

Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М., тип. Рябушинских, 1919, 240, IV с., табл., 5 вкл. л. рис. Резюме на англ. яз. Литература 206 назв. (Изв. Петровской с.-х. акад., 1918, вып. 1—4).

1920

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Доклад на III Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Саратов, Губполиграфотдел, 1920, 16 с.

Закономерности в развитии живого мира. — В кн. Змачинский, З. К вопросу о закономерностях в морфологии растений. Саратов, ГСНХ, 1920, 15 с. (Новые идеи в биологии).

1921

О генетической природе озимых и яровых растений. Саратов, «Зн. — сила», 1921, 25 с., илл. 1 вкл. л. илл. Резюме на англ. яз. [Совместно с Е. С. Кузнецовой]. Оттиск из «Изв. Агроном. фак-та Саратов. ун-та», 1921, вып. 1.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. [Доклад на III Всероссийском селекционном съезде в Саратове 4 июня 1920 г.]. — Сельск. и лес. хоз., 1921, № 1—3, с. 84—99.

1922

Полевые культуры Юго-Востока. Пг., «Нов. деревня», 1922, 228, IV с., рис., табл.

Р. Э. Регель. [1867—1920. Некролог]. — В кн. Регель, Р. Э. Хлеба в России. Пг., Сабашниковы, 1922, с. 3—6.

О происхождении гладкоостных ячменей. — Тр. прикл. бот. и сел., 1922, т. 12 (1921), вып. 1, с. 53—128, табл., 2 вкл. л. табл. Резюме на франц. яз.

The law of homologous series in variation. [Закон гомологических рядов в изменчивости]. — J. Genet., 1922, v. 12, № 1, p. 47—89. 2 pl. tbl.

Наука на Западе. [Беседа]. — Известия, 1922, 31/III, № 73.

1923

Новейшие успехи в области теории селекции. Лекция на обл. курсах для агрономов 15—30/XII 1922 г. М., «Кооп. изд.», 1923, 16 с., табл.

То же. — В кн. Новое в агрономии. Лекции на областных курсах для агрономов 15—30/XII 1922 г., устроенных Московской областной с.-х. опытной станцией совместно с Всероссийским обществом агрономов и Московским земельным управлением. М., «Кооп. изд.», 1923, с. 1—16, табл.

К познанию мягких пшениц. (Систематико-географический очерк.) — Тр. прикл. бот. и сел., 1923, т. 13 (1922—1923), вып. 1, с. 149—257, табл.

О генетической природе озимых и яровых растений. — Изв. Саратовск. с.-х. ин-та, 1923, т. 1, вып. 1, с. 17—41, рис. Резюме на англ. яз. [Совместно с Е. С. Кузнецовой].

Ред. перевода: Буллер, Р. Пшеница в Канаде. Открытие и распространение пшеницы «Маркиз». История возделывания пшеницы в Канаде. Пг., «Нов. деревня», 1923, 104 с.

Предисловие. — Здесь же, с. V—VII.

Ред. перевода: Грегори, Р. А. Открытия, цели и значение науки. Пг., Сабашниковы, 1923, 167 с.

Предисловие редактора. — Здесь же, с. 3—4.

1924

Закономерности в изменчивости растений. — В кн. Селекция и семеноводство в СССР. Обзор результатов деятельности селекционных и семеноводческих организаций к 1923 году. М., «Нов. деревня», 1924, с. 13—30. [Совместно с другими].

Отдел прикладной ботаники и селекции Государственного института опытной агрономии. — Там же, с. 31—46, 4 вкл. л. илл.

То же. — Изв. ГИОА, 1924, т. 2, № 6, с. 209—223.

Памяти Вячеслава Рафаиловича Заленского. — Изв. ГИОА, 1924, т. 2, № 3, с. 100—102.

Растительные богатства земного шара и их использование. — Крест. инт., 1924, № 10—12, с. 109—111.

О восточных центрах происхождения культурных растений. — Нов. Восток, 1924, № 6, с. 291—305.

Предисловие. — В кн. И. В. Мичурин. Итоги его деятельности в области гибридизации по плодоводству. М., «Нов. деревня», 1924, с. 3—4.

1925

О междуродовых гибридах дынь, арбузов и тыкв. (К проблеме о захождении видовых и родовых систематических признаков). — Тр. прикл. бот. и сел., 1925, т. 14 (1924—1925), вып. 2, с. 3—35, табл. Резюме на англ. яз.

Очередные задачи сельскохозяйственного растениеводства. (Растительные богатства Земли и их использование). — Тр. прикл. бот. и сел., 1925, т. 14 (1924—1925), вып. 5, с. 1—17.

То же. — Изв. ГИОА, 1925, т. 3, № 2—4, с. 63—71.

В. М. Исаев. [Некролог]. — Тр. прикл. бот. и сел., 1925, т. 14 (1924—1925), вып. 5, с. 312—313, портр.

А. П. Попова. [Некролог]. — Там же, с. 314, портр.

К филогенезу пшениц. Гибридологический анализ вида *Triticum persicum* Vav. и междувидовая гибридизация у пшениц. — Тр. прикл. бот. и сел., 1925, т. 15, вып. 1, с. 3—159, табл. Резюме на англ. яз. [Совместно с О. В. Якушкиной].

Вильям Бэтсон (W. Bateson). Памяти учителя. [Некролог, 1861—1926]. — Тр. прикл. бот. и сел., 1925, [1926], т. 15, вып. 5, с. 499—511, портр.

Лютер Бербанк (Luther Burbank). 1849—1926. [Некролог]. — Там же, с. 513—520, портр., фото.

Научная деятельность Отдела прикладной ботаники и селекции [Государственного института опытной агрономии]. — Изв. ГИОА, 1925, т. 3, № 1, с. 43—47. [Подпись Н. В.].

Афганистанская экспедиция. (Из доклада на открытом заседании Совета ГИОА об экспедиции в Афганистан в 1924 г.). — Там же, с. 82—90.

Организация исследований мукомольных и хлебопекарных особенностей пшеницы и других хлебов. — Изв. ГИОА, 1925, т. 3, № 5—6, с. 265—270. [Совместно с К. М. Чинго-Чингасом].

Ботанико-географические основы семеноводства. — Сельск. хоз., 1925, № 10—12, с. 113—119.

Экспедиция в Афганистан. — Бюлл. САГУ, 1925, вып. 11, с. 174—176. Резюме на франц. яз. [Без подписи].

Афганистан и перспективы наших экономических взаимоотношений. — Межд. жизнь, 1925, № 3, с. 3—10, табл.

Предисловие. — В кн. Кичунов, Н. И. Очерк современного положения промышленного плодоводства в Северной Америке. Л., Всес. ин-т прикл. бот. и нов. культур, 1925, с. 3. (Тр. прикл. бот. и сел. Приложение 27).

Очередные задачи сельскохозяйственного растениеводства. (Растительные богатства земли и их использование). [Речь на Первом расширенном заседании Совета Института прикладной ботаники и новых культур 20 июля 1925 г.]. — Правда, 1925, 2/VIII, № 175, с. 5—6.

1926

Центры происхождения культурных растений. Л., Всес. ин-т прикл. бот. и нов. культур и ГИОА, 1926, 248 с., табл., 6 вкл. л. карт. Текст на русск. и англ. яз. (Тр. прикл. бот. и сел., т. 16, вып. 2).

О происхождении культурных растений — В кн. Новое в агрономии. Сообщения на I Съезде агрономов, окончивших Ленинградский сельскохозяйственный институт и объединившиеся в нем сельскохозяйственные вузы. Ленинград—Детское Село 19—24 января 1926 г. М., Гос. изд., 1926, с. 76—85.

Селекция засухоустойчивых сортов. [Доклад Геофизическому съезду 21 мая 1925 г.]. — Природа и с. х. засушл. пуст. обл. СССР, 1926, № 1—2, с. 53—60.

Предисловие. — В кн. Макаров, И. Ф. Карта земледелия СССР. Л., Всес. ин-т прикл. бот. и нов. культур, 1926, с. 1—4.

Предисловие. — В кн. Рунов, Т. Государственный сортовой фонд. (1925—1926). [Л., НКЗ РСФСР, 1926], с. 9—10.

1927

Географические закономерности в распределении генов культурных растений. — Природа, 1927, № 10, с. 763—774.

То же. (Предварительное сообщение). — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1927, т. 17, вып. 3, с. 411—428. Текст на русск. и англ. яз.

Профессор Сергей Иванович Жегалов. (1881—1927). [Некролог]. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1927, т. 17, вып. 5, с. I—VIII, 1 вкл. л. портр. Литература «Список трудов С. И. Жегалова», с. VI—VIII.

Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений. — Изв. ГИОА, 1927, т. 5, № 5, с. 339—351, рис.

Современные направления научно-агрономической работы в СССР и за границей. — Изв. ГИОА, 1927, т. 7, № 2, с. 141—153.

Essais géografiques sur l'étude de la variabilité des plantes cultivées en l'URSS (Russie). [Географические опыты по изучению изменчивости культурных растений в СССР]. — Int. Rev. Agric., 1927, t. 18, № 11, p. 630—664.

V Всемирный генетический конгресс. — Известия, 1927, 8/X, № 231.

1928

Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen. [Географические центры генов наших культурных растений]. — Verhandlungen des V Internationalen Kongresses für Vererbungswissenschaft. Berlin, 1927, Bd. 1. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1928, S. 342—369, Abb. (Z. ind. Abst. Vererb. Suppl. 1).

Les centres mondiaux des gènes du blé. [Мировые центры генов пшениц]. — Actes de la 1-ère Conférence internationale du blé. Roma, 25—30 avril 1927. Roma, Imprim. Inst. int. agric., 1928, p. 368—376.

Проблема подъема урожайности в СССР под углом зрения растениевода-селекционера. — Пути с. х., 1928, № 7, с. 72—79.

Речь на дискуссии по поднятию урожайности. [Итоги работы Института опытной агрономии и Всесоюзного института прикладной ботаники в деле подъема урожайности]. — Пути с. х., 1928, № 8, с. 133—139.

Пути повышения урожайности. — С.-х. жизнь, 1928, № 31—32, с. 6—8.

Пчеловодство в Абиссинии. — Вестн. росс. и иностр. пчеловод., 1928, т. 3, № 2, с. 56, рис.

Географическая изменчивость растений. — Научн. сл., 1928, № 1, с. 23—33.

Географическая изменчивость. [Резюме доклада]. — В кн. Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 года. Л., Гос. русск. бот. об-во, 1928, с. 7—8.

У верховьев Нила. (Экспедиция Государственного института опытной агрономии и Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур). — Прожектор, 1928, № 22, с. 26—27, рис.

Предисловие. — В кн. Перспективный план работ Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур на пятилетие 1927/28—1931/32 гг. Л., Всес. ин-т прикл. бот. и нов. культур, 1928, с. 3—4.

Афганистан и СССР. — Известия, 1928, 3/V, экстр. номер.

1929

Земледельческий Афганистан. Л., Всес. ин-т прикл. бот. и нов. культур и ГИОА, 1929, 610, XXXII с., рис., черт., табл., карт. 29 вкл. л. рис., карт. [Совместно с Д. Д. Букиничем]. (Тр. прикл. бот., ген. и сел. Приложение 33).

Генетика. — БСЭ, т. 15, 1929, стб. 191—201. Литература стб. 201.

Проблема происхождения культурных растений в современном понимании. — В кн. Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции. Л., Всес. ин-т прикл. бот. и нов. культур и ГИОА, 1929, с. 11—22, карт,

То же. — Природа, 1929, № 5, с. 403—422.

Ботанико-географические соображения о возможностях продвижения культуры озимой пшеницы в СССР. — В кн. Гибель озимых хлебов и мероприятия по ее предупреждению. Л., Всес. ин-т прикл. бот. и нов. культур и ГИОА, 1929, с. 265—274. (Тр. прикл. бот., ген. и сел. Приложение 34).

Из воспоминаний о Н. Н. Худякове. — В кн. Сборник научных работ и воспоминаний, посвященных памяти профессора Николая Николаевича Худякова. М.,

«Нов. агроном», 1929, с. 171—172. (Изв. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, № 3).

Г. С. Зайцев. Биографический очерк. — В кн. Зайцев, Г. С. Хлопчатник. Изд. 2. Л., Всес. ин-т прикл. бот. и нов. культур, 1929, с. 5—7.

[Выступление в прениях по докладу М. И. Калинина «Пути подъема сельского хозяйства и налоговое облегчение середняка»]. — В кн. XVI Конференция Всесоюзной коммунистической партии (б). Стенографический отчет. М.—Л., Гос. изд., 1929, с. 164—166.

[Выступление в прениях по докладу М. И. Калинина «О подъеме сельского хозяйства и кооперативном строительстве в деревне»] — В кн. V Съезд Советов СССР. Стенографический отчет. [Бюллетень № 17]. М., ЦИК СССР, 1929, с. 28—33.

L'Institut de botanique appliquée et d'amélioration des plantes cultivées de l'Union des Républiques Socialistes Soviétiques. [Институт прикладной ботаники и селекции культурных растений СССР]. — Proceedings of the International Congress of plant sciences. Ithaca, New York, August 16—23, 1926. Vol. 1. Menasha, George banta publ. comp., 1929, p. 161—165.

The origin of cultivated plants. [Происхождение культурных растений]. — Ibidem, p. 167—169.

Географическая локализация генов пшениц на земном шаре. — Докл. АН СССР — А, 1929, № 11, с. 265—270, рис.

То же. — Под знам. маркс., 1929, № 6, с. 146—149.

Idem. — Bull. Ass. int. Sélect. pl. gr. Cult., 1929, v. 2, № 4, p. 177—181. На франц. яз.

Возделываемые растения Хивинского оазиса. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1929, т. 20, с. 1—91, рис., 1 вкл. л. карт.

Гавриил Семенович Зайцев. [Некролог]. 1887—1929. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1929, т. 21, вып. 5, с. III—XVI, портр. Литература «Список печатных трудов Г. С. Зайцева» 46 назв.

Г. С. Зайцев. [Некролог]. — Природа, 1929, № 6, с. 581—582, портр.

Современные направления научно-агрономической работы в СССР и за границей. — Изв. ГИОА, 1929, т. 7, № 2, с. 141—153.

Нужна мобилизация агронауки. Речь на XVI партконференции ВКП(б). — Агроном, 1929, № 4—5, с. 19—21, портр.

Современное положение научно-агрономической работы в СССР и за границей. — Там же, с. 25—31.

Источники сортовых богатств. — Семеноводство, 1929, № 1, с. 12—14.

Всесоюзный съезд по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. — Правда, 1929, 10/1, № 8.

Привет Всесоюзному съезду по генетике, селекции и семеноводству. — Лен. правда, 1929, 10/1, № 8.

Происхождение культурных растений. — Лен. правда, 1929, 15/1, № 12.

Семь дней съезда [по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству]. — Лен. правда, 1929, 17/1, № 14.

Великие задачи требуют великого подъема. Съезд по генетике дал 2000 работникам необходимую зарядку. — Правда, 1929, 17/1, № 14.

Успехи научно-исследовательского дела. Из доклада на II Всероссийском агросъезде. — С.-х. газ., 1929, 19/II, № 1.

Опытное дело и реконструкция сельского хозяйства. Решение XV Съезда партии о реконструкции сельского хозяйства на социалистических началах требует и соответственной организации в СССР научно-исследовательского и опытного дела. — С.-х. газ., 1929, 24/IV, № 45. [Совместно с Н. М. Тулайковым, С. К. Чаяновым и В. П. Бушинским].

[О создании устойчивого земледелия. Речь на XVI конференции ВКП(б)]. — Правда, 1929, 27/IV, № 97.

Опытное дело на службу социалистическому переустройству сельского хозяйства. [Доклад на собрании научных и практических работников 10 мая 1929 г. Краткое изложение]. — С.-х. газ., 1929, 14/V, № 58.

1930

Гомологические ряды. — БСЭ, т. 17, 1930, стб. 586—587.

[Выступление на съезде]. — В кн. Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Ленинград 10—16 января 1929 г. Т. 1. Состав, работа и постановление съезда. Л., Изд. редколл. съезда, 1930, с. 113—116, 123—128.

Докладная записка Правительству Союза ССР о нуждах сельскохозяйственного опытного дела. — Там же, с. 136—137. [Совместно с другими].

Проблема происхождения культурных растений в современном понимании. — В кн. Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Ленинград 10—16 января 1929 г. Т. 2. Генетика. Л., Изд. редколл. съезда, 1930, с. 5—18, карт.

Лютер Бербанк. (1849—1926). — В кн. Бербанк, Л. и Холл, В. Жатва жизни. М.—Л., Сельхозгиз, 1930, с. 7—14, 1 вкл. л. портр.

Г. С. Зайцев. Биографический очерк. — В кн. Зайцев, Г. С. Хлопчатник. Изд. 3. Ленинград—Ташкент, Ин-т раст. и Гл. хлопк. ком., 1930, с. 5—6.

Science and technique under conditions of a socialist reconstruction of agriculture. [Наука и техника в условиях социалистической реконструкции сельского хозяйства]. — International conference of agriculture economists. Ithaca, New York. Aug. 1930. Ithaca—New York, Cornell Univ., 1930, p. 1—14.

Мирон Филиппович Перескоков. (1888—1929). [Некролог]. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1930, т. 22 (1929—1930), вып. 5, с. I—VIII, портр. Литература «Список научных трудов М. Ф. Перескокова» 10 назв.

Наука и социалистическое земледелие. — Научно-агр. ж., 1930, № 5—6, с. 339—344.

Science and socialist agriculture. — VOKS, 1930, № 6—7, p. 3—7.

Наука в Японии. (Из впечатлений поездки в Японию, Корею и Формозу осенью 1929 г.). — Природа, 1930, № 4, с. 355—378, рис.

Западный Китай, Корея, Япония, остров Формоза. — Человек и природа, 1930, № 2, с. 39—40, рис.

Ленинская Академия сельскохозяйственных наук и ее основные задачи. — Человек и природа, 1930, № 5, с. 12—15.

Предисловие. — В кн. Чинго-Чингас, К. М. Мукомольные и хлебопекарные особенности сортов пшениц СССР. Л., ВАСХНИЛ, 1930, с. 3—5.

[Кукурузу — на социалистические поля]. — С.-х. газ., 1930, 17/I, № 14.

Всесоюзная Академия сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина и ее основные задачи. — С.-х. газ., 1930, 22/I, № 18.

[Приветствие газете «Социалистическое земледелие»]. — Соц. земл., 1930, 29/I, № 23.

Немедленно использовать пустующую под парами посевную площадь. — Известия, 1930, 27/III, № 85. [Совместно с другими].

Наука и социалистическое земледелие. — Известия, 1930, 7/IV, № 96.

Почему сельскохозяйственная академия открыла вне очереди институты сои и кукурузы. — Правда, 1930, 15/IV, № 104. (За сою и кукурузу).

[О реконструкции научно-исследовательской работы в соответствии с запросами социалистического сельского хозяйства. Речь на I Пленуме ВАСХНИЛ]. — Соц. земл., 1930, 18/V, № 113.

Организуем советский Вильморен. (Наше сортовое семеноводство и Майкопский округ Сев. Кавказа). — Соц. земл., 1930, 13/VI, № 135.

Социализм и наука неразрывны. [Речь на открытии II Международного конгресса почвоведов]. — Известия, 1930, 21/VII, № 199; Соц. земл., 1930, 22/VII, № 168.

1931

Проблема растительного каучука в Северной Америке. М.—Л., Сельхозгиз, 1931, 72 с., рис., табл.

Линнеевский вид как система. М.—Л., Сельхозгиз, 1931, 32 с., табл.

Агрономическая наука в условиях социалистического сельского хозяйства. М.—Л., Соцэкгиз, 1931, 16 с. (I Всесоюзная конференция по планированию научно-исследовательской работы, вып. 8).

То же. (К итогам Всесоюзной конференции по планированию науки). — Соц. реконстр. с. х., 1931, № 5—6, с. 128—138.

Проблема северного земледелия. Материалы Ленинградской чрезвычайной сессии Академии наук СССР 25—30/XI 1931 г. Л., АН СССР, 1931, 15 с., 1 вкл. л. карт.

Предложения по докладу Всесоюзного института растениеводства. М., Сельхозгиз, 1931, 8 с. На правах рукописи.

Культура пшеницы в Абиссинии. — В кн. Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц. (К познанию 28-хромосомной группы культурных пшениц). Л., ВИР, 1931, с. 7—10, рис. (Тр. прикл. бот., ген. и сел. Приложение 51).

Литературные данные о пшеницах Абиссинии. — Там же, с. 13—18.

Видовой состав пшениц Абиссинии и принципы составления определителей разновидностей. — Там же, с. 23—26.

Остистость и безостость [абиссинских пшениц]. — Там же, с. 100—103, рис.

Отношение абиссинских пшениц к заболеваниям. — Там же, с. 157—158.

Химический состав пшениц Абиссинии и Эритреи. — Там же, с. 197—201, табл.

Мукомольные и хлебопекарные особенности пшениц Абиссинии. — Там же, с. 202—203.

Наследственная изменчивость 28-хромосомных видов культурных пшениц и сравнение ее с изменчивостью 42-хромосомных видов пшениц. — Там же, с. 203—208.

Положение пшениц Абиссинии в системе культурных пшениц. — Там же, с. 209—211.

Ботаническая система 28-хромосомных культурных видов пшеницы и дифференциация их на эколого-географические группы. — Там же, с. 211—228, рис.

Несколько замечаний к проблеме происхождения пшениц. — Там же, с. 228—232.

Абиссинские пшеницы в СССР и их хозяйственно-селекционное значение. — Там же, с. 232—233.

[О задачах сельскохозяйственной науки. Выступление на VI Съезде Советов Союза ССР]. — В кн. VI Съезд Советов Союза ССР. Стенографический отчет. [Бюллетень № 14]. М., ЦИК СССР, 1931, с. 30—33; Правда, 1931, 15/III, № 73.

Wild progenitors of the fruit trees of Turkestan and the Caucasus and the problem of the origin of fruit trees. [Дикие родичи плодовых деревьев Туркестана и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев]. — Proceedings of the IXth International Horticultural Congress, London, 1930. London, 1931, p. 271—286.

The problem of the origin of the world's agriculture in the light of the latest investigations. [Проблема происхождения мирового земледелия в свете последних исследований]. — Science at the cross roads. Papers presented to the International congress of the history of science and technology held in London from June 29th to July 3rd, 1931, by the delegates of the USSR. London, Kniga (England), LTD. Bush house, Aldwych, [1931], p. 95—106.

The Linnean species as a system. [Линнеевский вид как система]. — 5th International Botanical Congress, Cambridge, 16—23 August. 1930. Report of proceedings. Cambridge, Univ. press., 1931, p. 213—216.

Памяти К. А. Верховской. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1931, т. 25 (1930—1931), вып. 5, с. 231—232, портр.

Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений. (Предварительное сообщение о результатах экспедиции в Центральную Азию в 1929 г.). — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1931, т. 26, вып. 3, с. 3—44, рис., 1 вкл. л. карт. Текст на русск. и англ. яз.

Дикие родичи плодовых деревьев азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев. — Там же, с. 85—107, рис.

Линнеевский вид как система. [Доклад V Международному ботаническому конгрессу в Кэмбридже. Август 1930 г.]. — Там же, с. 109—134, табл.

Мексика и Центральная Америка как основной центр происхождения культурных растений Нового Света. (Предварительное сообщение о результатах экспедиции в Северную Америку в 1930 году). — Там же, с. 135—199, рис. карт. Текст на русск. и англ. яз.

Проблема растительного каучука в Северной Америке. Современное состояние использования диких каучуконосных растений и культура их в Северной Америке под углом решения проблемы растительного каучука в СССР. — Там же, с. 201—267, рис.

Растительные ресурсы земли и работа Всесоюзного института растениеводства по использованию их. — Семеноводство, 1931, № 13—14, с. 6—10.

Проблема происхождения земледелия в свете современных исследований. — Сорена, 1931, № 1, с. 35—43, рис.

Посевы риса с аэроплана. — Вестн. зн., 1931, № 5—6, с. 297—298, рис.

Агрономическая наука. — Фр. науки и техн., 1931, № 6, с. 37—44.

На путях социалистического земледелия. — Земля сов., 1931, № 6, с. 103—108.

Мировые ресурсы засухоустойчивых сортов. — За нов. волокно, 1931, № 12, с. 9—17.

Die Pflanzen-Ressourcen der Erde und die Arbeiten des Instituts für Pflanzenbau der UdSSR im Zusammenhang mit ihrer Ausnutzung. [Растительные ресурсы земли и работы Института растениеводства СССР в связи с их использованием]. — Samenbau, 1931, № 13—14, S. 3—6.

[Сообщение о результатах научной командировки в страны Америки, Германию и Францию]. — Соц. земл., 1931, 20/I, № 20. (В капиталистическом мире забрасываются огромные плантации сахарного тростника, какао, кофе).

[О мероприятиях по реконструкции сельского хозяйства. Речь на III Областном съезде Советов]. — Лен. правда, 1931, 22/II, № 52.

Работа Всесоюзного института растениеводства в области интродукции новых растений. — Экон. жизнь, 1931, 13/III, № 20.

Нам помогает то, что губит капитализм. [Из доклада на VI Всесоюзном съезде Советов о совершенствовании техники в сельском хозяйстве. Краткое изложение]. — Кр. газ., веч. вып., 1931, 17/III, № 64.

Агрономическая наука на новом пути. — Известия, 1931, 8/IV, № 97.

Реконструкция с.-х. науки в СССР. [Доклад на I Всесоюзной конференции по планированию научно-исследовательской работы]. — Правда, 1931, 10/IV, № 99.

Проблема растительного каучука в Америке. — Кр. газ., веч. вып., 1931, 11/IV, № 136.

Проблема северного земледелия. — Соц. земл., 1931, 15/VI, № 163.

То же. — Известия, 1931, 8/XII, № 337.

Письмо в редакцию. [Протест против появления в печати статьи «Наши изыскания в Новом Свете», подписанной «Вавилов», но ему не принадлежащей. Вестн. зн., 1931, № 8]. — Кр. газ., веч. вып., 1931, 18/VI, № 142.

Мировые ресурсы засухоустойчивых растений. — Известия, 1931, 27/X, № 297.

Против засухи выдвинуть селекцию. — Соц. земл., 1931, 29/X, № 296.

Широко используем мировые ресурсы засухоустойчивых культур. — Соц. земл., 1931, 30/X, № 297.

Северное земледелие. — Лен. правда, 1931, 25/XI, № 324.

Ред.: Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц. (К познанию 28-хромосомной группы культурных пшениц). Л., ВИР, 1931, 236 с. (Тр. прикл. бот., ген. и сел. Приложение 51).

Предисловие. — Здесь же, с. 3—5.

Карта: Карта мирового земледелия. По данным на 1931 г. Масштаб не указан. — В кн. Вавилов, Н. И. Проблема северного земледелия. Материалы Ленинградской чрезвычайной сессии Академии наук СССР 25—30/XI 1931 г. Л., АН СССР, 1931, 1 вкл. л.

1932

Проблема новых культур. М.—Л., Сельхозгиз, 1932, 48 с.

Генетика на службе социалистического земледелия. М.—Л., Сельхозгиз, 1932, 46 с.

Проблема происхождения мирового земледелия в свете современных исследований. М.—Л., Гос. техн.-теор. изд., 1932, 15 с., рис. (Доклады советских делегатов на II Международном конгрессе по истории науки и техники. Лондон, 1931).

Нахождение безалкалоидного люпина. Введение. — В кн. Проблема безалкалоидного люпина. Л., ВАСХНИЛ, с. 3—4. Текст на русск. и англ. яз.

Проблема северного земледелия. — В кн. Труды Ноябрьской сессии Академии наук СССР 25—30/XI 1931 г. Л., АН СССР, 1932, с. 250—264, 1 вкл. л. карт.

The world centres of the origin of agriculture and the soil map of the world. [Мировые центры происхождения сельского хозяйства и мировая почвенная карта]. — Proceedings and papers of the Second international congress of soil science. Leningrad—Moscow, USSR. July 20—31, 1930. Commission IV Soil fertility. M., Selkolkhozgis, 1932, p. 81—85.

The process of evolution in cultivated plants. [Процесс эволюции культурных растений]. — Proceedings of the Sixth International congress of genetics. Ithaca, New York, 1932. Vol. 1, Transactions and general addresses. New York, Brookl. bot. gard., 1932, p. 331—342.

Проблема новых культур. [Доклад на заседании Федеративного объединения советских писателей и Комитета по внедрению новых культур при «Крестьянской газете» в декабре 1931 г.]. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия А, Соц. раст., 1932, № 1, с. 23—47.

Генетика на службе социалистического земледелия. [Доклад на Всесоюзной конференции по планированию генетико-селекционных исследований на 1933—1937 гг. 25—30 июня 1932 г.]. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия А, Соц. раст., 1932, № 4, с. 19—42.

То же, — Усп. совр. биол., 1932, т. 1, вып. 5—6, с. 159—177.

По-большевистски проведем весенний сев. — Техн. соц. земл., 1932, № 3, с. 9, портр.

Агрономическая наука на службе Советской Абхазии. [Беседа]. — Сов. субтр., 1932, № 2, с. 3—8, портр.

О важнейших мероприятиях весеннего сева. — За темпы, кач., пров., 1932, № 5—6, с. 57—59, рис.

Роль Дарвина в развитии биологических наук. (К 50-летию со дня смерти Дарвина). — Природа, 1932, № 6—7, с. 511—526.

Советская наука и изучение проблемы происхождения домашних животных. — Там же, с. 539—546.

Современное состояние мирового земледелия и сельскохозяйственной науки. Из впечатлений поездки в Северную Америку и Западную Европу. — Звезда, 1932, № 4, с. 119—132.

Der jetzige Zustand des Problems der Entstehung der Kulturpflanzen. [Современное состояние проблемы возникновения культурных растений]. — Biol. Gen., 1932, Bd. 8, S. 351—368, Kart.

Sur l'origine de l'agriculture mondiale d'après les recherches récentes. [О возникновении мирового земледелия в свете современных исследований]. — Rev. int. bot., 1932. t. 12, № 128, p. 302—308; № 129, c. 399—403.

Предисловие. — В кн. Вехов, Н. К. Вегетативное размножение древесных и кустарниковых растений. Л., Леноблисполком и Ленсовет, 1932, с. 3—4.

[О задачах Туркменской республики в области ирригации и мелиорации. Выступление в прениях на II сессии ЦИК Союза ССР VI созыва по докладу Правительства Туркменской ССР]. — Известия, 1932, 2/I, № 2.

Великое переселение сельскохозяйственных культур. — Экон. жизнь, 1932, 3/I, № 3. (Новые растения — второй пятилетке!).

Агрономическая наука на службе Советской Абхазии. [Беседа]. — Сов. Абхазия, 1932, 4/VI, № 128, портр.

Карта: Карта мирового земледелия. По данным на 1931 г. Масштаб не указан. — В кн. Труды Ноябрьской сессии Академии наук СССР 25—30/XI 1931 г. Л., АН СССР, 1932, 1 вкл. л.

1933

Опыт Северной Америки по орошению пшеницы и что можно из него заимствовать. (К проблеме ирригации Заволжья). Л., ВИР, 1933, 16 с.

Генетика на службе социалистического земледелия. (Введение к плану генетических исследований в области растениеводства на 1933—1937 гг.). [Доклад и заключительное слово]. — В кн. Труды Всесоюзной конференции по планированию генетико-селекционных исследований. Ленинград, 25—29 июня 1932 г. Л., АН СССР, 1933, с. 17—46, 231—234.

Растениеводство в связи с перспективами сельского хозяйства СССР. — В кн. Растениеводство СССР. Т. 1, ч. 1. М.—Л., Сельхозгиз, 1933, с. V—XV. [Совместно с Н. В. Ковалевым и Н. С. Переверзевым].

Роль советской науки в изучении проблемы происхождения домашних животных. — В кн. Проблема происхождения домашних животных. Труды Совещания по происхождению домашних животных, состоявшегося при Лаборатории генетики Академии наук СССР 23—25 марта 1932 г. Л., АН СССР, 1933, с. 5—12. Текст на русск. и англ. яз. (Тр. Лаб. генетики, вып. 1).

Записка об ученых трудах Н. М. Тулайкова. — В кн. Записки об ученых трудах действительных членов Академии наук СССР по Отделению математических и естественных наук, избранных в 1931 и 1932 гг. Л., АН СССР, 1933, с. 102—116. Литература «Список ученых трудов Н. М. Тулайкова» 252 назв.

The second five year plan (1933—37). [Второй пятилетний план 1933—1937 гг.]. — Plant breeding in the Soviet Union. Achievements, organization and future programme of the Institute of plant industry. (Occasional publication of the Imperial Bureau of plant genetics for plants other than herbage, and Bulletin № 13 of the Imperial Bureau of plant genetics, herbage plants). Cambridge and Aberystwyth, Publ. by the Imperial Bureau of plant genetics: Shool of agriculture, agricultural buildings, 1933, p. 22—58.

VI Международный генетический конгресс. Гор. Итака. С. Шт. С. Америки, 24—31 августа 1932 г. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия А, Соц. раст., 1933, № 8, с. 3—18.

То же. — Сорена, 1933, вып. 5, с. 23—40.

Перспективы Майкопской селекционной станции. — Семеноводство, 1933, № 5, с. 6—10.

Революция в науке растениеводства. — Фр. науки и техн., 1933, № 9, с. 25—29.

Письмо читателям журнала «Еж». (Автограф). — Еж, 1933, № 6, 2 с. обл.

L'argiculture et la science agronomique en URSS. [Земледелие и агрономическая наука в СССР]. — Rev. int. bot., 1933, t. 13, № 140, p. 241—251.

Das Problem der Entstehung der Kulturpflanzen. [Проблема возникновения культурных растений]. — Nova Acta Leop. carol., N. F., 1933, Bd. 1, H. 2—3, S. 332—337.

Новые сорта растений для СССР. [Беседа]. — Кр. газ., 1933, 27/II, № 48, портр.

По Северной и Южной Америке. — Известия, 1933, 29/III, № 84.

Советская агрономия к 16-й годовщине Октября — Известия 1933. 6/XI, № 272.

Ред.: Жуковский, П. М. Земледельческая Турция. (Азиатская часть — Анатолия). М.—Л., Сельхозгиз, 1933, 908 с.

1934

Проблема новых культур. Минск, Гос. изд., 1934, 71 с. На белорусск. яз.

Селекция как наука. М.—Л., Сельхозгиз, 1934, 16 с.

Культурная флора Таджикистана в ее прошлом и будущем. В кн. Проблемы Таджикистана. Труды I Конференции по изучению производительных сил Таджикской ССР. Т. 2. Л., АН СССР, 1934, с. 13—22, рис., 1 вкл. л. карт.

Советское научное растениеводство за период социалистической реконструкции 1930—1933 гг. — В кн. Сельскохозяйственная наука в СССР. Сборник статей. М.—Л., Сельхозгиз, 1934, с. 1—20.

То же. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия А, Соц. раст., 1934, № 10, с. 5—23.

Что может дать мировая флора советским субтропикам. — В кн. Советские субтропики. М., Журн.-газ. объед., 1934, с. 37—39.

Растительные ресурсы земли и их использование для социалистического земледелия. — В кн. Научный Ленинград к XVII съезду ВКП(б). Л., Гостехиздат, 1934, с. 197—201.

[Об автомобильном пробеге Москва—Кара-Кум—Москва]. — В кн. Эль-Регистан и Бронтман, Л. Москва—Кара-Кум—Москва. М., «Сов. лит.», 1934, с. 184—186, рис.

Институт генетики Академии наук, его деятельность и план работы на 1934 г. [Доклад на февральской сессии Академии наук СССР]. — Вестн. АН СССР, 1934, № 5, с. 1—18, рис.

Опыт Северной Америки по орошению пшеницы и что можно из него заимствовать. (К проблеме ирригации Заволжья). — Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия А, Соц. раст., 1934, № 11, с. 5—19.

Основные задачи советской селекции растений и пути их осуществления. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия А, Соц. раст., 1934, № 12, с. 5—22.

То же. — Семеноводство, 1934, № 2, с. 5—20.

Праздник советского садоводства. (К 60-летнему юбилею И. В. Мичурина). — Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия 8, 1934, № 2, с. III—VIII.

То же. — Нов. мир, 1934, кн. 11, с. 139—143.

Исходный материал и задачи сортовыведения. — Плодоов. хоз., 1934, № 11, с. 49—50.

Агрономическая наука за период социалистической реконструкции сельского хозяйства. — План. хоз., 1934, № 10, с. 83—95.

Организатор побед северного земледелия [С. М. Киров]. — Карело-Мурм. край, 1934, № 9—10, с. 27—28.

То же. — Известия, 1934, 5/XII, № 283.

Le problème de l'origine des plantes cultivées. [Проблема происхождения культурных растений]. — Ann. Inst. Nat. agron., 1934, t. 26, p. 239—246.

Предисловие. — В кн. Липшиц, С. Ю. Новый каучуконосный одуванчик — *Taraxacum kok-saghyz*. М.—Л., Госхимтехиздат, 1934, с. 10—12.

Предисловие. — В кн. Микробиологические методы переработки сои и соевого молока. М., НКЗ СССР, 1934, с. 5. (Тр. ВНИИ зернобобовых культур, т. 5).

Предисловие. — В кн. Рами. М., ВАСХНИЛ, 1934, с. 3—4. (Б-ка Ин-та нов. луб. сырья, Серия переводная, вып. 2).

Предисловие. — В кн. Филипченко, Ю. А. Генетика мягких пшениц. М.—Л., Сельхозгиз, 1934, с. 3.

Наука великой эпохи. — Совх. газ., 1934, 12/V, № 108, портр.

Новые виды пшениц. — Известия, 1934, 3/IX, № 207.

Великий садовод. К юбилею Ивана Владимировича Мичурина. — Комс. правда, 1934, 18/IX, № 218.

Смотр северного земледелия. [К открытию Выставки достижений сельского хозяйства Ленинградской области]. — Известия, 1934, 18/X, № 245.

Советские субтропики. [Беседа]. — Крест. правда, 1934, 14/XII, № 288.

Мировой очаг культурных растений. [Закавказье]. — Известия, 1934, 22/XII, № 298.

Закавказье — родина культурных растений. — Совх. газ., 1934, 24/XII, № 295

1935

Научные основы селекции пшеницы. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, 246 с., рис. табл., 3 вкл. л. карт.

То же. — В кн. Теоретические основы селекции растений. Т. 2. Частная селекция зерновых и кормовых культур. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, с. 5—224, рис., табл., схем., 1 вкл. л. карт.

Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. М.—Л., ВАСХНИЛ и ВИР, 1935, 100 с. Литература с. 80—100.

Ботанико-географические основы селекции. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, 60 с., 1 вкл. л. карт. «Мировые очаги культурных растений». Литература 20 назв.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Изд. 2, перераб. и расш. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, 56 с., рис., табл., 1 вкл. л. табл. Литература 72 назв.

Растениеводство. — С.-Х. энц., т. 4, 1935, стб. 200—204, табл., 1 вкл. л. карт. Литература стб. 204.

Пшеница в СССР и за границей. — В кн. За высокие урожаи, за повышение продуктивности животноводства. Из материалов сессии Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина. Киев—Харьков, Гос. изд. колх. и совх. лит., 1935, с. 25—43, табл.

То же. — Соц. реконстр. с. х., 1935, № 12, с. 110—122, табл.

Роль Дарвина в развитии биологических наук. — В кн. Дарвин, Ч. Происхождение видов. Перевод К. А. Тимирязева с исправлениями и указателями под общ. ред. Н. И. Вавилова. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, с. 33—46.

Земледельческая Туркмения. Настоящее и будущее растениеводства Туркмении. — В кн. Проблемы Туркмении. Тр. I Конференции по изучению производительных сил Туркменской ССР. Т. 2. М.—Л., АН СССР, 1935, с. 247—263, 1 вкл. л. карт.

В. А. Монюшко. [Некролог]. — В кн. Новые пищевые и сахарные культуры. Л.—М., ВАСХНИЛ, 1935, с. 3—4. Литература «Список работ 1924—1932 гг.» 10 назв. (Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия 11, № 2, Нов. культ. и вопр. интродукции).

Сельскохозяйственная наука и академик В. Р. Вильямс. — В кн. Академик Василий Робертович Вильямс. 50 лет научной, педагогической и общественно-политической деятельности. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, с. 69—75, портр.

Селекция как наука. — В кн. Теоретические основы селекции растений. Т. 1. Общая селекция растений. М., Сельхозгиз, 1935, с. 1—14.

Ботанико-географические основы селекции. — Там же, с. 17—74. 1 вкл. л. карт. Литература 21 назв.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Там же, с. 75—128, рис., табл. Литература 70 назв.

Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. (Применительно к запросам селекции). — Там же, с. 893—990, 1 вкл. л. рис. Лит. с. 970—990.

Менделизм и его значение в биологии и агрономии. — В кн. Мендель, Г. Опыты над растительными гибридами. Под общ. ред. Н. И. Вавилова. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, с. 5—12.

Вступительное слово [на Всесоюзном совещании по селекции и семеноводству кормовых растений 15—24 января 1935 г.]. — В кн. Селекция и семеноводство кормовых культур. Итоги работ Всесоюзного совещания по селекции и семеноводству кормовых растений при Всесоюзном институте растениеводства. М.—Л., ВАСХНИЛ, 1935, с. 3—5. (Тр. прикл. бот., ген. и сел. Приложение 75).

Памяти И. В. Мичурина, 14 октября 1855—7 июня 1935. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия А, Соц. раст., 1935, № 15, с. 5—7.

То же. — Природа, 1935, № 6, стб. 91—93, портр.

Организатор побед северного земледелия. [Памяти С. М. Кирова]. — Бюлл. ВАСХНИЛ, 1935, № I, с. 3—4.

О составе научных советов всесоюзных институтов растениеводства и животноводства. — Там же, с. 38—40. [Совместно с Е. Ф. Лискуном].

Шесть лет работы Академии с.-х. наук им. В. И. Ленина. Содоклад-отчет на первой сессии ВАСХНИЛ 21—23/VI 1935. — Бюлл. ВАСХНИЛ, 1935, № 6, с. 15—20.

Проф. М. М. Завадовскому. [В связи с 20-летием его научной деятельности и 10-летием Лаборатории физиологии развития (1923—1933)]. — Тр. по динам. разв., 1935, т. 10, с. 9—14. Текст на русск. и англ. яз.

Превратим колхозы в цветущий сад. — Колх. опытн., 1935, № 10, с. 35—36.

В. И. Ковалевский. [Некролог]. — Природа, 1935, № I, с. 88—89, портр.

La evolucion del as plantas cultivadas. [Эволюция культурных растений] — Agros, 1935, № 128, p. 9—19. (Epoca 6, Ano 6, № 3).

Предисловие. — В кн. Библиография мировой литературы по генетике и селекции пшениц. Л.—М., ВАСХНИЛ, 1935, с. [1—4]. Текст на русск. и англ. яз.

Предисловие. — В кн. Вопросы систематики, генетики и селекции сои. М., Сельхозгиз, 1935, с. 3—4. (Тр. ВНИИ зернобоб. культ., т. 2).

Предисловие. — В кн. Дарвин, Ч. Происхождение видов. Перевод К. А. Тимирязева с исправлениями и указателями под общ. ред. Н. И. Вавилова. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, с. 47—49.

Предисловие. — В кн. Орлов, А. А. Ячмени. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, с. 3—4.

Предисловие. — В кн. Пальмова, Е. Ф. Введение в экологию пшениц. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, с. 3—4.

Предисловие. — В кн. Теоретические основы селекции растений. Т. 1. Общая селекция растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, с. XIII—XVII.

На научной основе. [Социалистическая реконструкция сельского хозяйства]. — Известия, 1935, 6/I, № 6.

[Приветствие IV Ленинградскому областному съезду Советов]. — Лен. правда, 1935, 10/I, № 9.

Подвиг. [Памяти И. В. Мичурина]. — Правда, 1935, 8/VI, № 156.

Советская экспедиция в Абиссинии. — Известия, 1935, 17/X, № 243; 18/X, № 244; 20/X, № 245.

По Абиссинии. — Лен. правда, 1935, 18/X, № 242, фото.

Пшеница в СССР и за границей. — Правда, 1935, 28/X, № 298; 29/X, № 299. То же. — Совх. газ. 1935, 30/X, № 150, портр.

Пшеницы Советской страны. — Соц. земл., 1935, 29/X, № 227.

Долг ленинградских ученых. [Создание областной сельскохозяйственной станции]. — Лен. правда, 1935, 22/XII, № 294.

Ред.: Теоретические основы селекции растений. [Проспект]. [Л.], Сельхозгиз, 1935, 35 с.

Ред.: Труды по динамике развития. (Продолжение «Трудов Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка»). Т. 10. М., Ин-т животноводства ВАСХНИЛ, 1935, 500 с. [Совместно с Е. Ф. Лискуном и Я. М. Кабаком].

Карта: Мировые очаги культурных растений. Масштаб 1 : 500 000, красочная. — В кн. Теоретические основы селекции растений. Т. 1. Общая селекция растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, вкл. л. (К ст. Вавилов. Н. И. Ботанико-географические основы селекции).

Карта: Центры происхождения группы 28-хромосомных культурных пшениц. — В кн. Теоретические основы селекции растений. Т. 2. Частная селекция зерновых и кормовых культур. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, вкл. л. (К ст. Вавилов, Н. И. Научные основы селекции пшеницы).

1936

Закономерности в распределении иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. — В кн. Проблема иммунитета культурных растений. Труды Майской сессии [Академии наук СССР] 1935 г. М.—Л., АН СССР, 1936, с. 5—16.

Задачи и итоги Конференции [по освоению природных ресурсов Киргизской АССР. 8—12 февраля 1935 г.]. — В кн. Проблемы Киргизской АССР. Труды II Конференции по освоению природных ресурсов Киргизской АССР (8—12 февр. 1935 г.). Т. 1. М.—Л., АН СССР, 1936, с. 5—8.

Растениеводство Советской Киргизии и его перспективы. — В кн. Проблемы Киргизской АССР. Труды II конференции по освоению природных ресурсов Киргизской АССР (8—12 февраля 1935 г.). Т. 2. М.—Л., АН СССР, 1936, с. 7—28, рис., 3 вкл. л. карт.

[Выступление в прениях по докладу П. А. Баранова «Горное земледелие»]. — Там же, с. 299—300.

Основы интродукции растений для субтропиков СССР. — В кн. Субтропические культуры. Субтропическое хозяйство и задачи научно-исследовательской работы, вопросы интродукции. Материалы пленума Секции субтропических культур 17—22/XII 1935 г. М., ВАСХНИЛ, 1936, с. 39—63. (Тр. ВАСХНИЛ, вып. 22, ч. 2).

[Выступление в прениях по докладу М. Н. Леонтьева «Сводный план научно-исследовательской работы по субтропическому хозяйству на 1936 г.»]. — Там же, с. 19.

Вступительное слово. — В кн. Сельскохозяйственная микробиология. Всесоюзное планово-методическое совещание при Всесоюзной академии с.-х. наук имени В. И. Ленина 10—14 января 1935 г. М., ВАСХНИЛ, 1936, с. 6—10. (Тр. ВАСХНИЛ, Серия 1. Итоги совещаний. Вып. 3).

Задачи Совещания. — В кн. Селекция, генетика и физиология хлопчатника. Материалы совещания при Всесоюзной академии с.-х. наук имени В. И. Ленина от 2—6 января 1935 г. М., ВАСХНИЛ, 1936, с. 5—8. (Тр. ВАСХНИЛ, вып. 43).

Заключительное слово. — Там же, с. 101—102.

Советское научное растениеводство. — В кн. Сельское хозяйство СССР. Ежегодник. 1935. М., Сельхозгиз, 1936, с. 3—11.

[Речь на Мартовской сессии АН СССР по докладу Г. М. Кржижановского «Программа работ АН СССР на 1936 г.»]. — Вест. АН СССР, 1936, № 4—5, с. 46.

Гуго де Фриз. 16 февраля 1848—21 мая 1935. [Некролог]. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., Серия А, Соц. раст., 1936, № 17, с. 5—15, портр.

То же. — Природа. 1936, № 1, с. 119—130, портр.

Растениеводство Азово-Черноморского края. Из доклада на I Азово-Черноморской конференции по изучению производительных сил (16 мая 1936 г.). — Бюлл. ВАСХНИЛ, 1936, № 6, с. 5—9.

То же. — Молот, 1936, 20/V, № 4490.

Новые достижения по борьбе с ржавчиной за границей. — Бюлл. ВАСХНИЛ, 1936, № 7, с. 36—39.

Пути советской растениеводческой науки. (Ответ критикам). — Соц. реконстр. с. х., 1936, № 12, с. 33—46.

Основы интродукции растений для субтропиков СССР. — Соц. субтр., 1936, № 6, с. 3—18, рис. Резюме на англ. яз.

Субтропические культуры и наука в Азербайджане. [Из вступительной речи при открытии пленума Секции субтропических культур 29/IX 1936 г. в Баку]. — Соц. хоз. Азербайджана, 1936, № 2—3, с. 57—61.

Азово-Черноморье — огромное всесоюзное опытное поле. Колх. путь. 1936, № 1, с. 3—5, портр., рис.

Много неотложной и важной работы. — Хата-лаборатория, 1936, № 2, с. 12, портр.

То же. — Хата-лаборатория, 1936, № 2, с. 12. На укр. яз.

Мировой опыт земледельческого освоения высокогорий. Доклад на Конференции АН СССР по с.-х. освоению Памира 23/I 1936 г. — Природа, 1936, № 2, с. 74—83.

Ближайшие задачи советской агрономической науки. — Фр. науки и техн., 1936, № 2, с. 61—64.

О межвидовой и межродовой гибридизации у пшениц. [Выступление по докладу С. М. Верушкина «Важнейшие направления в работе с пшенично-пырейными гибридами» на сессии ВАСХНИЛ, посвященной юбилею Саратовской селекционной станции]. — Под знам. маркс., 1936, № 7, с. 150—161.

Les bases botaniques et géographiques de la sélection. Ботанические и географические основы селекции. — Rev. int. bot., 1936, t. 16, № 174, p. 124—129; № 175, p. 214—223; № 176, p. 285—293.

Světova střědiska vzniku kulturnich rostlin v zemědělstvi. [Мировые центры возникновения культурных растений в земледелии]. — Věstn. Českosl. akad. zeměd., 1936, roč. 12, č. 8—9, s. 574—578.

От редакции. — В кн. Проблемы Киргизской АССР. Труды II Конференции по освоению природных ресурсов Киргизской АССР (8—12 февраля 1935 г.). Т. 2. М.—Л., АН СССР, 1936, с. 5.

Речь [на Совещании передовиков урожайности по зерну, трактористов и машинистов молотилок с руководителями Партии и Правительства]. — Правда, 1936, 2/I, № 2, портр.; Известия, 1936, 3/I, № 2, портр.; Совх. газ., 1936, 4/I, № 3; Соц. земл., 1936, 5/I, № 4, портр.

Речь [на областном совещании мастеров высокого урожая и лучших животноводов]. — Лен. правда, 1936, 6/II, № 30, портр.

Ю. М. Шокальский. К 80-летию со дня рождения. — Известия, 1936, 4/III, № 54.

По поводу статьи «Путаники семенного дела». [Соц. земл., 1936, 5/II]. — Соц. земл., 1936, 23/III, № 68.

VII Международный конгресс генетики в СССР. — Известия, 1936, 29/III, № 75.

Ворошиловск будет научным центром Союза по борьбе со ржавчиной и головней. Беседа. — Власть сов., 1936, 2/IV, № 76, портр.

О Ворошиловском зооинституте. Беседа. — Там же.

Ржавчиноустойчивые хлеба. Новые опыты по борьбе с ржавчиной за границей и их значение для нас. — Соц. земл., 1936, 4/V, № 101.

В степях Ачикулака. Беседа. — Дагестан. правда, 1936, 10/VII, № 158.

[В горном Дагестане. Беседа]. — Там же, портр.

Наши обязательства. [О соревновании Всесоюзного института растениеводства с Одесским селекционно-генетическим институтом]. — Соц. земл., 1936, 17/VII, № 163.

Субтропики Азербайджана. Беседа. — Заря Востока, 1936, 5/IX, № 208.

Азербайджан — вторая субтропическая база СССР. Беседа. — Бак. рабочий, 1936, 23/IX, № 222, портр.

Край исключительных возможностей. [Азербайджан]. Беседа. — Бак. рабочий, 1936, 29/IX, № 277.

О садах и субтропиках Узбекистана. Беседа. — Правда Востока, 1936, 15/X, № 239.

О развитии советской селекции. Доклад на IV Сессии ВАСХНИЛ 23/XII 1936. — Известия, 1936, 24/XII, № 295, портр.

Пути советской селекции. [Доклад на IV Сессии ВАСХНИЛ 23/XII 1936 г. о развитии советской селекции]. — Соц. земл., 1936, 24/XII, № 295, портр.

То же. — Совх. газ., 1936, 24/XII, № 181.

Ред.: Озимая пшеница и озимый ячмень. [Таблицы]. Л., ВАСХНИЛ, 1936, 260 с. [Совместно с П. Н. Константиновым]. (Мат. гос. сортоиспытания за 1924—1935 гг.).

Ред.: План исследовательской работы Всесоюзного института растениеводства на 1936 год. Л., ВАСХНИЛ, 1936, 127 с. На правах рукописи.

1937

Субтропические культуры Азербайджана. М.—Л., ВАСХНИЛ, 1937, 212 с. [Совместно с И. Л. Никитиным].

Иммунитет растений к вирусным заболеваниям. — В кн. Труды Всесоюзного совещания по изучению ультрамикробов и фильтрующихся вирусов (14—18 декабря 1935 г.). М.—Л., АН СССР, 1937, с. 139—156. Литература 20 назв.

Задачи науки в деле освоения природных растительных богатств Азербайджанской ССР. — В кн. Субтропические культуры Азербайджана. (Работы пленума секции технических культур Всесоюзной академии с.-х. наук имени В. И. Ленина, заседавшего в Баку 20/I 1936 г.). М.—Л., ВАСХНИЛ, 1937, с. 3—8. [Совместно с И. Л. Никитиным].

Растениеводство Ленинградской области и пути его развития. — В кн. За удвоение урожая Ленинградской области. Л., ВАСХНИЛ, 1937, с. 6—62, 3 вкл. л. карт.

Томас Гент Морган. — В кн. Морган, Т. Избранные работы по генетике. Перевод с англ. под общ. ред. Н. И. Вавилова. М.—Л., Сельхозгиз, 1937, с. III—VIII.

Пути советской селекции. [Доклад и заключительное слово на IV сессии ВАСХНИЛ]. — В кн. Спорные вопросы генетики и селекции. Работы IV сессии Академии 19—27 декабря 1936 г. М.—Л., ВАСХНИЛ, 1937, с. 11—38, табл.; с. 462—473.

То же. — Изв. АН СССР, Серия биол., 1937, № 3, с. 635—670. Резюме на англ. яз.

То же. — Соц. реконстр. с. х., 1937, № 2, с. 27—42.

Растениеводство СССР в третьей пятилетке. — Соц. реконстр. с. х., 1937, № 7, с. 42—52, табл.

Новые достижения по борьбе с ржавчиной [зерновых]. — Защ. раст., 1937, сб. 12, с. 5—10.

Проблемы генетики и селекции. По стенограмме доклада на IV Сессии ВАСХНИЛ. — Фр. науки и техн., 1937, № 1, с. 57—62.

Проблемы генетики и селекции. Сокращенная стенограмма заключительного слова на IV Сессии ВАСХНИЛ. — Фр. науки и техн., 1937, № 2, с. 54—61.

Мое путешествие в Испанию. — Нов. мир, 1937, № 2, с. 225—253, рис.

Los centros genetico-geograficos de las plantas cultivadas. [Генетико-географические центры культурных растений]. — Rev. Fac. Agron. La Plata, 1937, t. 22, p. 65—94, il.

Г. Г. Меллер. Вместо предисловия. — В кн. Меллер, Г. Дж. Избранные работы по генетике. М.—Л., Сельхозгиз, 1937, с. 3—5. [В части тиража].

Предисловие. — В кн. За удвоение урожая Ленинградской области. Л., ВАСХНИЛ, 1937, с. 3—4. [Совместно с А. Б. Александровым].

От редакции. — В кн. Морган, Т. Избранные работы по генетике. Перевод с англ. М.—Л., Сельхозгиз, 1937, с. 1—2.

Предисловие. — В кн. Теоретические основы селекции растений. Т. 3. Частная селекция картофеля, овощных, бахчевых, плодово-ягодных и технических культур. М.—Л., Сельхозгиз, 1937, с. XIII—XVI.

1938

Мировые растительные ресурсы и их использование в селекции. — В кн. Математика и естествознание в СССР. Очерки развития математических и естественных наук за двадцать лет. М.—Л., АН СССР, 1938, с. 575—595.

Селекция устойчивых сортов как основной метод борьбы с ржавчиной. — В кн. Ржавчина зерновых культур. (Работы I Всесоюзной конференции по борьбе с ржавчиной зерновых культур). М., Сельхозгиз, 1938, с. 3—20.

Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции. — Изв. АН СССР, Серия биол., 1938, № 3, с. 543—563. Литература 25 назв.

То же. — Природа, 1938, № 4, с. 68—82.

Академик Дмитрий Николаевич Прянишников. (К 50-летию научной деятельности). — Докл. ВАСХНИЛ, 1938, вып. 23—24, с. 3—6, портр.

Об основных понятиях и терминах в селекции и семеноводстве применительно к организации производства сортовых семян. (Докладная записка комиссии под председательством Н. И. Вавилова). — Яровизация, 1938, № 1—2, с. 137—142.

Межвидовая гибридизация. (Всесоюзное совещание по межвидовой и межродовой гибридизации при Академии наук СССР). — Фр. науки и техн., 1938, № 4—5, с. 75—83.

Агрономическая наука. — Наука и жизнь, 1938, № 2, с. 11—16, рис.

Новое в гибридизации. К итогам Всесоюзного совещания по межвидовой и межродовой гибридизации при Академии наук СССР. — Соц. земл., 1938, 8/IV, № 80.

Расцвет советских субтропиков. — Заря Востока, 1938, 21/X, № 242.

Рец.: Оригинальный труд о злаках. [Р о ж е в и ц, Р. Ю. Злаки. Введение в изучение кормовых и хлебных злаков. М.—Л., 1937]. — Вестн. с.-х. лит., 1938, № 8—9, с. 59—60.

Ред.: К у л ь т и а с о в, М. В. Тау-сагыз и экологические основы введения его в культуру. М.—Л., АН СССР, 1938, 316 с. [Совместно с Б. А. Келлером].

Ред.: Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. Т. 1. Зерновые культуры (пшеница, рожь, ячмень, овес). Изд. 4, сов. перераб. М.—Л., Сельхозгиз, 1938, 510 с. [Совместно с К. А. Фляксбергером].

Предисловие. — Здесь же, с. 3—5.

Ред.: Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. Т. 2. Зерновые культуры: кукуруза, просо, сорго, рис, гречиха и зерновые бобовые. Изд. 4, сов. перераб. Составлено под ред. Л. И. Говорова и В. А. Кузнецова при общ. рук. Н. И. Вавилова. М.—Л., Сельхозгиз ,1938, 300 с.

1939

Первый ботаник советской страны. — В кн. Президенту Академии наук СССР академику Владимиру Леонтьевичу Комарову. К семидесятилетию со дня рождения и сорокапятилетию научной деятельности. М., АН СССР, 1939, с. 24—28, 1 вкл. л. портр.

То же. — Вестн. АН СССР, 1939, № 10, с. 22—26.

Новое звено в эволюции культурной ржи. — В кн. Президенту Академии наук СССР академику Владимиру Леонтьевичу Комарову. К семидесятилетию со дня рождения и сорокапятилетию научной деятельности. М., АН СССР, 1939, с. 167—173, фиг.

Академик Василий Васильевич Пашкевич. [1856—1939. Некролог]. — Докл. ВАСХНИЛ, 1939, вып. 18, с. 3—6.

Вступительное слово [на торжественном заседании, посвященном 50-летию со дня смерти Н. Н. Миклухо-Маклая, 15 апреля 1938 г.] — Изв. ГГО, 1939, т. 71, № 1—2, с. 7—9.

Д. Д. Букинич. [Некролог]. — Изв. ГГО, 1939, т. 71, № 5, с. 758—759, портр.

Великие земледельческие культуры доколумбовой Америки и их взаимоотношения. — Изв. ГГО, 1939, т. 71, № 10, с. 1487—1515, фото. Резюме на англ. яз.

Влажные субтропики СССР и их освоение. — Сов. субтр., 1939, № 1, с. 13—18, рис.

Ответ на статью Г. Н. Шлыкова «Формальная генетика и последовательный дарвинизм». — Сов. субтр., 1939, № 6, с. 54—56.

Как строить курс генетики, селекции и семеноводства. — Яровизация, 1939, № 1, с. 131—135.

Выступление [на Совещании по генетике и селекции 7—14 окт. 1939 г. в Москве]. — Под знам. маркс., 1939, № 11, с. 127—140.

Genetics in the USSR. [Генетика в СССР]. — Chron. bot., 1939, v. 5, № 1, p. 14—15.

Влажные субтропики СССР и перспективы их сельскохозяйственного освоения. — Соц. земл., 1939, 3/I, № 2.

Как строить курс генетики, селекции и семеноводства. — Соц. земл., 1939, 1/II, № 25.

Арбуз для пустынь. — Соц. земл., 1939, 23/III, № 67.

Кавказская экспедиция Академии наук СССР. Беседа. — Соц. Осетия, 1939, 30/VI, № 148, портр.

План работ сельскохозяйственной группы экспедиции. — Соц. Осетия, 1939, 2/VII, № 149.

Кавказская экспедиция заканчивает полевые работы. Беседа. — Соц. Осетия, 1939, 23/IX, № 219.

Кавказская экспедиция Академии наук СССР. К окончанию работы с.-х. группы комплексной экспедиции. — Правда, 1939, 10/X, № 281.

Большая утрата. [Памяти В. Р. Вильямса]. — Соц. земл., 1939 14/XI, № 239.

Какой должна быть Всесоюзная Академия сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина. — Соц. земл., 1939, 26/XII, № 260.

Ред.: Никитский ботанический сад за 125 лет деятельности (1812—1937 гг.). Материалы V Юбилейного пленума Секции субтропических культур (Ялта, 25—27 октября 1938 г.). М., ВАСХНИЛ, 1939, 192 с. [Совместно с И. Л. Никитиным].

Ред. перевода: Дарвин, Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. М.—Л., Сельхозгиз, 1939, 340 с.

Предисловие к переводу. — Здесь же, с. 8—10.

1940

Растениеводство. — С.-х. энц., изд. 2, перераб., т. 4, 1940, с. 21—24, табл., карт. Литература с. 24.

Как строить курс генетики, селекции и семеноводства. — В кн. Лысенко, Т. Д. Биология развития растений. (Сборник статей по вопросам генетики, селекции и семеноводства). Киев—Харьков, Колхозгиз, 1940, с. 299—305.

The new systematics of cultivated plants. [Новая систематика культурных растений]. — The new systematics. Oxford, Univ. press, [1940], p. 549—566. Literature 7 names.

Юлий Михайлович Шокальский. [Некролог]. — Вестн. АН СССР, 1940, № 6, с. 91—96, портр.

Борис Алексеевич Федченко как ботаник и географ. (К 45-летнему юбилею научной деятельности). — Сов. бот., 1940, № 3, с. 3—4, 1 вкл. л. портр.

Академик Василий Васильевич Пашкевич. [1856—1939. Некролог]. — Вестн. соц. раст., 1940, № 1, с. 4—8.

Учение о происхождении культурных растений после Дарвина. (Доклад на Дарвинской сессии АН СССР 28/XI 1939). — Сов. наука, 1940, № 2, с. 55—75.

Учението за происхождението на културнитѣ растения следъ Дарвина. — Спис. на Зем. опитн. ин-ти въ България, 1940, кн. 3, с. 3—31, илл.

Предисловие к изданию работ Кёльрейтера и Камерариуса. — В кн. Кёльрейтер, И. Учение о поле и гибридизации растений с приложением статьи Р. Я. Камерариуса «О поле у растений». М.—Л., Сельхозгиз, 1940, с. 6—8.

Мировые ресурсы зимостойких сортов озимой пшеницы, ржи и ячменя. — Соц. земл., 1940, 18/VII, № 159.

Ред.: Культура лимона, тунга и семеноводство чая. Материалы IV выездного пленума Секции субтропических культур 15—19 октября 1938 г., г. Батуми. М., ВАСХНИЛ, 1940, 122 с. [Совместно с И. Л. Никитиным].

Введение. — Здесь же, с. 3—4.

Ред.: План научно-исследовательских работ Всесоюзного института растениеводства на 1940 г. М., ВАСХНИЛ, 1940, 68 с.

1941

Entering a new epoch. [Начало новой эпохи]. — Chron. bot., 1941, v. 6, № 19—20, p. 433—437.

1951

The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. [Происхождение, изменчивость, иммунитет и селекция культурных растений]. — Chron. bot., 1951, v. 13 (1949—1950), № 1—6, XVIII, 364 p., ill., tbl. Literature p. 315—334.

Estudio sobre el origen de las plantas cultivadas. [Учение о происхождении культурных растений]. Traduccion de F. Freir. Buenos Aires, Acmé Agency, 1951, 192 p.

1957

Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур. М.—Л., АН СССР, 1957, 462 с., портр., рис., табл., 5 вкл. л. илл., карт.

Горное земледелие Северного Кавказа и перспективы его развития. (Из работ с.-х. группы комплексной экспедиции АН СССР) — Изв. АН СССР, Серия биол., 1957, № 5, с. 590—600.

1958

Новые данные о культурной флоре Китая и ее значение для советской селекции. — Изв. АН СССР, Серия биол., 1958, № 6, с. 744—748.

Эндемичные пшеницы [Китая] и их значение для селекции. — Там же, с. 748—751.

1959

Избранные труды. [Т.] 1. Земледельческий Афганистан. М.—Л., АН СССР, 1959, 415 с., 3 вкл. л. портр., рис., илл., табл., 5 вкл. л. карт.

1960

Избранные труды. Т. 2. Проблемы селекции. Роль Евразии и Нового Света в происхождении культурных растений. М.—Л., АН СССР, 1960, 519 с., рис., табл., 3 вкл. л. карт. Литература в конце работ.

Содержание: Проблемы селекции, происхождения и географии культурных растений. Селекция как наука, с. 9—20; Ботанико-географические основы селекции.

(Учение об исходном материале в селекции), с. 21—70; Возделываемые растения Хивинского оазиса. (Ботанико-агрономический очерк), с. 71—116; Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений. (Предварительное сообщение о результатах экспедиции в Центральную Азию в 1929 г.), с. 117—135; Мексика и Центральная Америка как основной центр происхождения культурных растений Нового Света. (Предварительное сообщение о результатах экспедиции в Северную Америку в 1930 г.), с. 136—158; Великие земледельческие культуры доколумбовой Америки и их взаимоотношения, с. 159—180; Полевые культуры Юго-Востока, с. 183—340; Природные ресурсы плодовых. Экспериментальная гибридизация. Дикие родичи плодовых деревьев азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев, с. 343—361; К познанию мягких пшениц. (Систематико-географический этюд), с. 362—408; О происхождении гладкоостных ячменей, с. 409—443; Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции, с. 444—460; О междуродовых гибридах дынь, арбузов и тыкв. (К проблеме о захождении видовых и родовых систематических признаков), с. 461—481; Алфавитный указатель русских и местных названий растений, с. 482—489; Алфавитный указатель латинских названий растений, с. 490—504; Алфавитный указатель географических названий, с. 505—512.

1961

Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. (Ключи к нахождению иммунных форм). — Изв. АН СССР, Серия биол., 1961, № 1, с. 117—157, табл.

1962

Избранные труды. Т. 3. Проблемы географии, филогении и селекции пшеницы и ржи. Растительные ресурсы и вопросы систематики культурных растений. М.—Л., АН СССР, 1962, 531 с., рис., табл.

Содержание: Научные основы селекции пшеницы, с. 9—222; Пшеницы Абиссинии, с. 225—376; Проблемы филогенеза пшеницы и ржи. Растительные ресурсы и вопросы систематики культурных растений, с. 379—445; О происхождении культурной ржи, с. 446—467; Новое звено в эволюции культурной ржи, с. 468—473; Мировые растительные ресурсы и их использование в селекции, с. 474—491; Новая систематика культурных растений, с. 392—503.

1964

Избранные труды. Т. 4. Проблемы иммунитета культурных растений. М.—Л., Изд. «Наука», 1964, 516 с.

Содержание: Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов, с. 7—97; Очерк современного состояния учения об иммунитете хлебных злаков к грибным заболеваниям, с. 98—131; Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям, с. 132—313; Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (применительно к запросам селекции), с. 314—399; Иммунитет растений к вирусным заболеваниям, с. 400—413; Селекция устойчивых сортов как основной метод борьбы со ржавчиной, с. 414—429; Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. (Ключи к нахождению иммунных форм), с. 430—488.

1965

Избранные труды. Т. 5. Проблемы происхождения, географии, генетики, селекции растений, растениеводства и агрономии. М.—Л., Изд. «Наука», 1965, 786 с.

Содержание: Центры происхождения культурных растений, с. 9—107; Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений, с. 108—119; Географиче-

ская изменчивость растений, с. 120—126; Географическая локализация генов пшениц на земном шаре, с. 127—130; Проблема происхождения культурных растений в современном понимании, с. 131—142; Проблема происхождения мирового земледелия в свете современных исследований, с. 143—152; Советская наука и изучение проблемы происхождения домашних животных, с. 153—156; Учение о происхождении культурных растений после Дарвина, с. 157—178; Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, с. 179—222; Генетика, с. 223—232; Линнеевский вид как система, с. 233—252; Роль Дарвина в развитии биологических наук (К 50-летию со дня смерти Дарвина), с. 253—261; Генетика на службе социалистического земледелия, с. 262—287; VI Международный генетический конгресс, с. 288—304; Основные задачи советской селекции растений и пути их осуществления, с. 305—324; Институт генетики Академии наук, его деятельность и план работы на 1934 г., с. 325—332; Менделизм и его значение в биологии и агрономии, с. 333—339; VII Международный конгресс генетики в СССР, с. 340—342; По поводу статьи «Путаники семенного дела», с. 343—345; Пути советской селекции, с. 346—370; Об основных понятиях и терминах в селекции и семеноводстве применительно к организации производства сортовых семян, с. 371—375; Ответ на статью Г. Н. Шлыкова «Формальная генетика и последовательный дарвинизм», с. 376—379; Как строить курс генетики, селекции и семеноводства, с. 380—385; Выступление на совещании по генетике и селекции 7—14 октября 1939 г. в Москве, с. 386—399; Удвоение числа хромосом как метод получения новых растительных форм, с. 400—405; Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных, с. 406—430; Современные задачи сельскохозяйственного растениеводства, с. 431—441; Современные направления научно-агрономической работы в СССР и за границей, с. 442—451; Ботанико-географические соображения о возможностях продвижения культуры озимой пшеницы в СССР, с. 452—458; Речь на первом пленуме Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина, с. 459—461; Агрономическая наука в условиях социалистического хозяйства, с. 462—473; Проблема растительного каучука в Северной Америке, с. 474—508; Проблема северного земледелия, с. 509—518; Современное состояние мирового земледелия и сельскохозяйственной науки, с. 519—536; Проблема новых культур, с. 537—564; Культурная флора Таджикистана в ее прошлом и будущем, с. 565—571; Земледельческая Туркмения, с. 572—585; Шесть лет работы Академии сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина. (Содоклад-отчет), с. 586—593; Растениеводство Советской Киргизии и его перспективы, с. 594—609; Основы интродукции растений для субтропиков СССР, с. 610—627; Мировой опыт земледельческого освоения высокогорий, с. 628—639; Пути советской растениеводческой науки. (Ответ критикам), с. 640—657; Растениеводство СССР в третьей пятилетке, с. 658—669; Какой должна быть Всесоюзная академия сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина, с. 670—673; Интродукция растений в советское время и ее результаты, с. 674—689; Субтропическое растениеводство СССР и его перспективы, с. 690—700; Предисловие к книге «И. В. Мичурин. Итоги его деятельности в области гибридизации по плодоводству», с. 701—702; К поднятию урожайности, с. 703—708; Выступление в прениях по докладу М. И. Калинина «Пути подъема сельского хозяйства и налоговое обложение середняка» на XVI Конференции Всесоюзной коммунистической партии (большевиков), с. 709—713; Выступление в прениях по докладу М. И. Калинина «О подъеме сельского хозяйства и кооперативном строительстве в деревне» на V Съезде Советов СССР, с. 714—718; О задачах сельскохозяйственной науки. (Выступление на VI Съезде Советов СССР), с. 719—721; Праздник советского садоводства, с. 722—726; Томас Гент Морган, с. 727—732; Академик Дмитрий Николаевич Прянишников, с. 733—736; Первый ботаник Советской страны [В. Л. Комаров], с. 737—740; Советская экспедиция в Абиссинии, с. 741—751.

КОММЕНТАРИИ К СТАТЬЯМ Т. II

НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ

(1) Напечатано впервые в книге: Теоретические основы селекции растений, т. II. Сельхозгиз, М.—Л., 1935.

(2) По статистическим данным FAO UN в 1964 г. мировые площади под посевами пшеницы составляли 216.7 млн га, из которых на долю СССР приходилось 67.8 млн га; валовые сборы пшеничного зерна, соответственно, составили: 278.9 и 74.4 млн т.

(3) Однако наиболее существенный вклад в экологию культурных растений, включая и пшеницу, внесли труды самого Н. И. Вавилова, обобщенные в посмертно опубликованных его книгах: «Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур» (Изд. АН СССР, М.—Л., 1957), «Пшеница» (Изд. «Наука», М.—Л., 1964).

Достаточно познакомиться с приводимым ниже оглавлением первой работы, для того чтобы оценить научное и практическое ее значение.

Глава I. Основы агроэкологической классификации культурных растений.

1. Главнейшие свойства, взятые в основу агроэкологической классификации сортов культурных растений.
   Вегетационный период.
   Ритм развития.
   Быстрота налива зерна при созревании.
   Отношение к теплу и холоду.
   Устойчивость к зимовке.
   Отношение к почвенной и атмосферной засухе.
   Эдафические (почвенные) условия.
   Прорастание на корню.
   Продолжительность послеуборочного дозревания.
   Заболевания и повреждения.
   Условия культуры.
   Удобрение полей.
   Эволюция способов уборки.
   Направленность отбора.
   Требования промышленности к растительному сырью.
   Изменчивость признаков.
   Объем и ареалы агроэкологических групп.

2. Перечень основных признаков и свойств, учитываемых при агроэкологической классификации.
   Габитус растений.
   Вегетационный период.
   Другие биолого-физиологические свойства.
   Иммунитет к инфекционным заболеваниям.
   Технологические свойства.

Глава II. Современная география настоящих хлебных злаков, зерновых бобовых и льна.

Передняя Азия.
Кавказ (в широком географическом смысле).
Средняя Азия (в широком географическом смысле).
Индостан.
Аравия.
Эфиопия и Эритрея.
Средиземноморье.
Восточная Азия (в широком географическом смысле).
Южная Европа (в широком географическом смысле).
Горные районы Западной и Центральной Европы.
Северо-Западная Европа (в широком географическом смысле).
Европейская степная агроэкологическая область (в широком географическом смысле).
Лесостепная восточноевропейская агроэкологическая область (в широком географическом смысле).
Лесная область Восточной Европы (в широком географическом смысле).
Сибирь.
Северная Америка.
Южная Америка.
Австралия и Новая Зеландия.
Южная Африка.

Глава III. Агроэкологические области Азии, Европы, Северной и Восточной Африки.

(70 областей и 19 подобластей).

Глава IV. Агроэкологические области Северной и Южной Америки, Австралии и Южной Африки.

(25 областей).

Таким образом, вся суша Земли разделена Н. И. Вавиловым на 95 агроэкологических областей и 19 подобластей, каждая из которых имеет свои объективные количественные характеристики применительно к возделыванию культурных растений.

(4) За последние годы проблема гетерозиса привлекла пристальное внимание генетиков и селекционеров не только в связи с созданием так называемых двойных гибридов на основе сочетания соответствующих самоопыленных (инцухтированных, или инбредных) линий кукурузы, но и в связи с тем, что явление гетерозиса оказалось многообещающим и в приложении ко многим другим культурным растениям, включая и такие, как пшеница. Применительно к последней соответствующие исследования были начаты впервые в Японии, затем в Канаде и других странах, а теперь они начали развиваться и на наших ведущих селекционных станциях. В основе подобных исследований лежит открытие цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), благодаря чему возникла теоретическая возможность перекрещивания соответственно подобранных сортов пшеницы с ли-

ниями, обладающими ЦМС. В результате подобных комбинаций оказалось возможным получение гетерозисного потомства подобно двойным межлинейным гибридам кукурузы.

(5) В настоящее время благодаря применению метода полиплоидии В. Е. Писаревым получены 42- и 56-хромосомные пшенично-ржаные амфидиплоиды, среди которых, возможно, окажутся формы с невиданной до сих пор высокой зимостойкостью.

(6) Судя по личному письму А. И. Державина от 20 XI 1966, он вместе с небольшим коллективом сотрудников продолжает работать в Ставрополе на Кавказе над созданием многолетней пшеницы, многолетней ржи и многолетнего сорго. Однако форм названных растений, пригодных для широкого распространения в производстве, еще не выделено. Некоторые результаты работ А. И. Державина и его коллег опубликованы в статье «Краткие итоги работ по гибридизации пшеницы с многолетней рожью и пыреями» (Труды Ставропольского сельскохозяйственного института, вып. IX, 1960, стр. 47—53).

(7) Современными исследованиями установлено, что основной хлеб Земли — мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) произошла в результате спонтанной гибридизации в отдаленном прошлом пшеницы-однозернянки (*T. monococcum* L.) и двух видов эгилопса (*Aegilops squarrosa* и *Ae. speltoides*).

(8) Судя по литературным данным, в результате гибридизации пшеницы с пыреем Н. В. Цициным и его сотрудниками за последний период времени выведен ряд константных форм многолетней пшеницы, которые, однако, требуют еще многих усилий для их производственного использования. Получены т. н. зерно-кормовые пшеницы, отличающиеся от обычной пшеницы тем, что после скашивания они вновь отрастают, иначе говоря, дают полноценную отаву, которая с успехом может быть использована в корм скоту.

Широкое распространение в производстве получили сорта однолетних озимых пшенично-пырейных гибридов: 599, 172 и Восток.

Получены отдаленные гибриды между пшеницей и колосняком (*Elymus*). В настоящее время названные гибриды уже доведены до пятого поколения. Однако эта часть работы все еще носит поисковый экспериментальный характер.

(9) В современной селекции все более широкое применение находят индуцированные мутации. Только за последние пять лет в СССР получен ряд интересных мутантов пшеницы (Эректоид 72, 150 и 225, Крупноколосый 124, и др.), хлопчатник № 1, мутанты РЛ-1 и РЛ-2. Широко известны высокопродуктивные рентгеномутантные штаммы пенициллина. За рубежом только за 1966 г. в производство поступило шесть новых мутантных сортов: овес Флорида 500 (США), ячмень, стойкий к полеганию (США), ячмень Диамант (Чехословакия), неполегающий рис (Япония), неполегающий ячмень (Япония) и соя раннеспелая (Япония). Общее количество распространенных сортов различных культур за пределами СССР перевалило за 30. Между тем искусственно вызываемые мутации как метод практической селекции еще только начинают проникать в селекционные учреждения всех стран мира.

(10) В 1964 г. в Австралии пшеница занимала 7.251 тыс. га, с общим валовым сбором 10.037 тыс. тонн зерна.

(11) В 1964 г. посевная площадь под пшеницей в Индии составила 13.496 тыс. га, с общим валовым сбором зерна в 9.861 тыс. тонн; в Пакистане, соответственно, 5.140 тыс. га и 4.196 тыс. тонн.

(12) По данным на 1961 г., в Китае плошади, занятые пшеницей, составляли 26.623 тыс. га, с общим валовым сбором зерна 29.000 тыс. тонн.

(13) В 1964 г. площади, занятые пшеницей в Японии, составляли 508 тыс. га, с валовым сбором зерна 1244 тыс. тонн.

(14) По данным на 1964 г., в ФРГ посевные площади пшеницы составили 1.446 тыс. га, а общий сбор урожая зерна 5.203 тыс. тонн; в ГДР, соответственно, 430 тыс. га и 1.348 тыс. тонн.

([15]) Площадь, занятая пшеницей в Италии, в 1964 г. равнялась 4.408 тыс. га, с общим сбором урожая зерна 8.582 тыс. тонн.

([16]) В 1964 г. во Франции посевные площади под пшеницей составляли 4.388 тыс. га, с общим сбором урожая зерна 13.838 тыс. тонн.

([17]) В 1964 г. в Польше посев пшеницы составили 1.640 тыс. га, а валовой сбор зерна 3.072 тыс. тонн.

([18]) В Болгарии, по данным за 1964 г., посевные площади под пшеницей составляли 1.310 тыс. га, а валовой сбор зерна 2.118 тыс. тонн.

([19]) В Румынии, по данным за 1964 г., посевные площади под пшеницей составляли 2.961 тыс. га, с общим сбором урожая зерна 3.824 тыс. тонн.

([20]) В 1964 г. в Венгрии посевные площади, занятые под пшеницу, составляли 1.114 тыс. га, с общим валовым урожаем зерна 2.072 тыс. тонн.

([21]) Площади под пшеницей в Испании, по данным за 1964 г., составляли 4.185 тыс. га, с валовым сбором зерна 3.083 тыс. тонн.

([22]) Посевные площади, занятые пшеницей в Голландии, по данным за 1964 г., составляли 151 тыс. га, с валовым сбором зерна 712 тыс. тонн.

([23]) В 1964 г. посевная площадь Финляндии под пшеницей составляла 268 тыс. га, с общим урожаем зерна 462 тыс. тонн.

УЧЕНИЕ ОБ ИММУНИТЕТЕ РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ

([1]) Напечатано впервые в книге: Теоретические основы селекции растений, т. I. Сельхозгиз, М.—Л., 1935.

([2]) См. таблицу: Н. И. Вавилов. Избранные труды в пяти томах, т. IV, вклейка, стр. 304—305.

ЗАКОНЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ИММУНИТЕТА РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ

([1]) Впервые опубликовано посмертно (в несколько сокращенном виде) в «Известиях Академии наук СССР» (сер. биологическая, № 1, 1961).

([2]) Составление труда осталось незаконченным.

СОДЕРЖАНИЕ

Том второй

Стр.

Научные основы селекции пшеницы 7

Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям 260

Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (Ключи к нахождению иммунных форм) 362

Приложения и комментарии

От редакции 437

П. М. Жуковский. Образ Н. И. Вавилова 439

Библиография трудов Н. И. Вавилова 454

Комментарии к статьям т. II (*Ф. Х. Бахтеев*) 476

Николай Иванович Вавилов

ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ В ДВУХ ТОМАХ

Том II

Утверждено к печати Редколлегией серии «Классики науки» Академии наук СССР

Редактор издательства *В. М. Яковлева*
Художник *Д. С. Данилов*
Технический редактор *Р. А. Кондратьева*
Корректоры *К. И. Видре, В. А. Пузиков* и *Г. И. Шер*

Сдано в набор 29/IX 1967 г. Подписано к печати 19/XII 1967 г. РИСО АН СССР № 2—222Р. Формат бумаги 70×90¹/₁₆. Бум. л. 15. Печ. л. 30 = 35.10 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 38.55. Изд. № 3466. Тип. зак. № 578. М-61053. Тираж 5300. Бумага типографская № 1.

Цена 2 р. 90 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука». Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

Н.И.ВАВИЛОВ

ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ

II



